Aus dem zoologischen Institut München.

Einfluss der Eigrösse und der Temperatur auf das Wachstum und die Grösse des Frosches und dessen Zellen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

verfasst und einer

Hohen philosophischen Fakultät (II. Sektion)

der

Kgl. Bayr. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt am 5. März 1908

von

Robert Chambers aus Canada.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Hierzu 9 Textfiguren.

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte
Bd. 72. 1908.
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

Einfluss der Eigrösse und der Temperatur auf das Wachstum und die Grösse des Frosches und dessen Zellen.

Von

Robert Chambers.

Mit 9 Textfiguren.

I. Einleitung und Literatur.
II. Experimenteller Teil:
1. Variationen in der Eigrösse.
Einfluss der Eigrösse:
a) auf die Geschwindigkeit der Entwicklung.
b) „ „ Entwicklung bei hoher und niederer Temperatur.
c) „ „ Körpergrösse.
d) „ „ Zellgrösse.
2. Einfluss der Temperatur.
3. Andere Einflüsse, welche eine Störung in der Grösse und in der Entwicklungsgeschwindigkeit hervorrufen.
4. Ein von Rabl angeführter Fall der Variation in der Zellgrösse.
III. Zusammenfassung.
IV. Schlussfolgerungen:
1. Ein Versuch, die verschiedene Grösse der Eier zu erklären.
2. Kernplasmarelation und Spannung.
3. Variation in der Zellgrösse unter natürlichen Bedingungen
4. Selbständigkeit der Zelle.
4a. Einfluss der Kernplasma-Relation auf die Zelldifferenzierung.
5. Die Erreichung einer konstanten Zellgrösse in warmblütigen Tieren.

I. Einleitung und Literatur.

In der Neuzeit ist es geglückt, auf experimentellem Weg die normale Grösse tierischer und pflanzlicher Zellen zu verändern. Damit ist ein sehr interessantes Gebiet der Zellforschung eröffnet worden.

In den letzten Jahrzehnten wurden Untersuchungen über die Zellgrösse auf botanischem und zoologischem Gebiete angestellt. Dieselben führten zu dem Resultat, dass die Zellgrösse eine für jede Art feststehende sei.

Amelung (93) hat unter Leitung von Jul. Sachs eine grosse Anzahl von Messungen von Pflanzenzellen vorgenommen und kam zu der Überzeugung, dass die starke Variation in der Grösse gleicher Organe derselben Pflanze oder verschiedener Individuen derselben Spezies durch die Anzahl der Zellen und nicht durch die Zellgrösse hervorgerufen wird. Von letzterer behauptet er, dass sie bei einer bestimmten Spezies konstant bleibe.

Strasburger (93) versichert, dass die Pflanzenzellen ihre bestimmte Grösse schon im embryonalen Gewebe erreichen und dass diese bestimmte Grösse erblich sei.

Als erster stellte C. Rabl (99) Untersuchungen über die Zellgrösse in der Tierwelt an.

Er hat die Linsenfasern bei Hunden von verschiedenem Gewicht und Grösse gemessen, und keine Korrelation zwischen Zellgrösse und Grösse des Tieres gefunden. Die Fasern hatten in den meisten Fällen die gleiche absolute Grösse. Rabl schliesst daraus, dass die Anzahl der Zellen und nicht die Zellgrösse die Grösse des Tieres bestimmen.

Boveri (04) verglich die Zellgrösse seiner Zungenschleimhaut mit jener des Riesen Feodor Machnow (238 cm hoch). Er fand, dass die Zellgrösse dieselbe war. Er hat auch die Knochen-Körperchen der Phalangen zweier Riesen von 208 cm und 238 cm Höhe gemessen, und sie mit denen eines Mannes von normaler Grösse verglichen. Durch seine Resultate ist er zu der Überzeugung gekommen, dass innerhalb einer gegebenen Spezies die Zellgrösse konstant bleibt.

Conklin machte ähnliche Beobachtungen, nämlich, dass Riesen und Zwerge nicht aus grösseren oder kleineren Zellen gebildet werden, sondern durch eine grössere oder kleinere Anzahl von Zellen.

Auch Levi (06) fand für die meisten Zellen eine für jede Art feststehende Grösse. Freilich glaubte er Ausnahmen gefunden zu haben. Solche sind die Muskelzellen und Ganglienzellen. Prüfe man aber diese Verhältnisse näher, so kommt man zu dem Resultat, dass die betreffenden Fälle nicht für den Vergleich der Zellgrösse gebraucht werden können. Ganglienzellen und Muskelzellen sind keine echten Zellen. Es sind Zellen, denen Differenzierungsprodukte zugesellt sind, den Ganglienzellen nervöse Substanz, den Muskelzellen (das Muskelkörperchen) die kontraktilen Fibrillen.

Es ist natürlich anzunehmen, dass ihre Grösse von der Funktion abhängt und nicht eine für die Zelle wesentliche Eigenschaft darstellt.

Eine Verschiedenheit in der Eigrösse ist von Driesch und Morgan beobachtet worden. Beide Forscher sind zu dem Schlusse gekommen, dass die während der Eifurchung und der weiteren Entwicklung gebildeten Zellen der verschieden grossen Eier allmählich in ihren Grössen ausgeglichen werden.

Nach Driesch (01) können Seeigeleier von verschiedener Grösse sein. Die Blastomeren der grösseren Eier sind grösser als diejenigen der kleineren Eier. Aber im weiteren Verlauf der Entwicklung soll bei allen Eiern eine übereinstimmende konstante Zellgrösse erreicht werden, die für die Spezies charakteristisch ist.

Morgan (04) fand in einem Froschgelege einige ausserordentlich kleine Eier. Messungen zeigten, dass einige davon nicht mehr als die Hälfte des Volumens der übrigen Eier desselben Geleges besassen.

Während der Entwicklung dieser Eier wurden einige von Zeit zu Zeit abgetötet, geschnitten und ihre Zellgrösse verglichen mit jener von Embryonen aus normal grossen Eiern.

Das Folgende zitiere ich nach ihm:

„It was by no means an easy matter to decide in all cases whether the small eggs produced the full (normal) number of cells, which would therefore be smaller, or only half as many cells of the same size as the normal. The difficulty arises from the irregular form of the cells of the embryo and from the uncertainty in locating exactly similar regions of the two Embryos. For these reasons the following results were not as final as were hoped to be.

„It was found that the cells that make up the roof of the segmentation cavity, at the time when the dorsal lip of the blastopore has just appeared. are smaller in the dwarf embryo than in the full-sized embryo.

„At the time when the blastopore finally closes ectoderm cells of the medullary plate and the underlying mesoderm and endoderm cells are smaller in the dwarf embryos and the yolk cells of the yolk-mass are very decidedly smaller.

„In older embryos it was found difficult, owing to the small size of the cells, to make out any decided difference, but there is no reason to suppose that the conditions here are different from the preceeding, only that as the cells get smaller the difference in size is harder to detect.

„From the observations it appears that the smaller eggs produce smaller cells. The evidence is not sufficient to establish, however plausible it may

appear, the cells are proportionately smaller. In fact, the evidence, as far as it goes, rather indicates that the cells stand somewhere between the normal and the proportionately reduced size.

„The dwarf eggs of the frog appear to be organized on a smaller scale, and tend to produce approximately the same number of cells that are present in the full sized embryos. Whether they actually do produce as many cells or only show a tendency in that direction is difficult to decide with certainty. The outcome, however, appears to be in principle different from that in which a part (isolated blastomere or egg-fragment) develops. In the latter case the cells are of the same size as are those of the whole egg, and are therefore proportionally larger for the size of the small embryo than are the cells in the whole embryo. In the small dwarf egg the cells tend to become proportionally of the same size as are those of the full-sized embryo."

Also behauptete Morgan, dass die verschieden grossen Zellen in den verschiedenen Embryonen allmählich eine konstante Grösse zu erreichen streben.

Vielfache Experimente sind gemacht worden, um die Entwicklung isolierter Blastomeren zu beobachten. Die Resultate dieser Untersuchungen, welche die Annahme einer konstanten Zellgrösse zu bestätigen scheinen, möchte ich noch anführen. Jede der ersten beiden Blastomeren eines Seeigeleies entwickelt sich, wenn sie isoliert wird, zu einer vollständigen Zwerglarve mit Zellen der gleichen Grösse, wie die einer normalen Larve eines ganzen Eies. Dies weist auf eine begrenzte Anzahl von Teilungen hin. Wenn eine Teilung schon stattgefunden hat, ist das Kernplasma-Verhältnis ein solches, dass jede isolierte Blastomere fortsetzt sich zu teilen, so oft, als wenn sie noch in Zusammenhang mit den anderen wäre. Die Differenzierung der Zellen geschieht durch dieselbe Anzahl von Teilungen und wir erhalten schliesslich eine Larve von halber Grösse, mit normal grossen Zellen, aber nur mit der halben Anzahl, die in einer ganzen Larve enthalten sind.

Zoja (94) hat isolierte Blastomeren einer gewissen Medusenart kultiviert und behauptet, die Ektodermzellen würden kleiner als die aus einem ganzen Ei hervorgegangenen. Zojas Resultate stehen im Widerspruch mit all den übrigen Arbeiten auf diesem Gebiete und erscheinen nicht glaubwürdig.

Der Erscheinung, dass für jede Tierart eine bestimmte Zellgrösse gelte, hat Driesch (04) so grosse Bedeutung beigemessen, dass er diese als ein besonderes Merkmal hinstellt, welches für die organische Welt charakteristisch sei, da in der anorganischen

Welt nichts Analoges vorkomme. Er nimmt an, dass dies ein Beweis für die Autonomie der Lebensprozesse sei.

Um so wichtiger ist es, dass es in der Neuzeit geglückt ist, nachzuweisen 1. dass es in der Natur Faktoren gibt, welche die Zellgrösse modifizieren und 2. dass man auf experimentellem Weg die Zellgrösse beeinflussen kann.

Dass die Zellgrösse von der Eigrösse, also der Menge des Ausgangsmaterials abhängig sein kann, hat zur Strassen (98) durch seine Beobachtungen an Ascaris-Rieseneiern erwiesen. Er hat gefunden, dass die Riesen-Ascariseier durch Verschmelzung von zwei oder mehr normal grossen Eiern erzeugt wurden. Aus diesen Rieseneiern entstehen abnorm grosse Würmer mit abnorm grossen Zellen.

Den Einfluss der Kerngrösse auf die Zellgrösse haben die Untersuchungen von Gerassimoff an Spirogyra und die Untersuchungen von Boveri an Seeigeleiern gezeigt. (Diese Untersuchungen referiere ich teilweise nach R. Hertwig in seiner neuen Arbeit „Über neue Probleme der Zellenlehre“.)

Gerassimoff (02) konnte die Teilung von Spirogyrenzellen in der Art beeinflussen, dass eine der beiden Tochterzellen das gesamte für die Tochterkerne bestimmte Kernmaterial erhielt, die andre infolgedessen bei der Verteilung des Kernmaterials leer ausging. Erstere hatte somit das doppelte von Kernmaterial einer gewöhnlichen Zelle und wuchs zu aussergewöhnlicher Grösse heran, ehe sie sich von neuem teilte; ihre Abkömmlinge behielten den durch die Kernverdoppelung eingeleiteten Riesenwuchs der Zelle bei.

Boveri (05) verglich die Furchungsstadien hemikaryotischer, amphikaryotischer und diplokaryotischer Seeigeleier untereinander. Amphikaryotisch nennt er normal befruchtete Eier, welche beiderlei Kerne, sowohl Ei- wie Samenkern und demgemäss die normale Chromosomenzahl 36 enthalten; hemikaryotisch sind dagegen Eier, welche nur einen der beiden Geschlechtskerne und demgemäss auch nur die halbe Chromosomenzahl enthalten. Diplokaryotisch endlich sind Eier, bei denen eine Verdoppelung der Chromosomenzahl des normal befruchteten Eies eingetreten ist. Durch Untersuchung stellt sich heraus, dass auf gleichem Stadium die Kerne eines hemikaryotischen Eies halb so viele Chromosomen haben als die Kerne eines amphikaryotischen und diese wieder halb so

viele wie die Kerne eines diplokaryotischen. Es stellt sich ferner heraus, das dasselbe Verhältnis auch für die Grössen der Zellen gilt.

Die Zellgrössen eines hemikaryotischen, amphikaryotischen und diplokaryotischen Eies verhalten sich ebenfalls zueinander wie 1 : 2 : 4. Veränderungen der Chromosomenzahlen und der durch sie bedingten Kerngrössen haben somit zu entsprechenden Veränderungen der Zellgrössen geführt.

Boveri leugnet bis zu einem gewissen Grade die Abhängigkeit der Kerngrösse von der Plasmamenge in der Zelle. Laut ihm erzeugen kernhaltige Eifragmente von Echinus, wenn befruchtet, normal grosse Larven mit normal grossen Zellen.

Morgan (01) dagegen behauptet, dass die Plasmamenge einen bestimmten Einfluss auf die Kerngrösse habe. Selbst in dem Zweizellenstadium eines befruchteten Bruchstücks ist der neue Kern in jeder Blastomere kleiner als der Kern von einer der zwei ersten Blastomeren des normal befruchteten Eies. Mit anderen Worten: die Grösse des Kerns wird von der Grösse der ihn enthaltenden Zelle beeinflusst, selbst wenn die Zahl der Chromosomen die gleiche bleibt.

Infolge seiner Beobachtungen über die Furchung der Gastropodeneier behauptet Conklin (02), dass die Mikromeren und Makromeren eines gefurchten Eies ursprünglich gleich grosse Kerne besässen. Erst später verändere sich die Grösse der Kerne, so dass dieselbe Kernplasmarelation für jede Blastomere entsteht.

Ein Wechselverhältnis zwischen Kerngrösse und Zellgrösse ist auch von andern Forschern auf dem Gebiete der embryonalen Zellabstammung beobachtet worden.

Gewisse Faktoren, welche durch den Wechsel der eine Zelle umgebenden Bedingungen hervorgerufen werden und welche die Zelle unmittelbar betreffen, beeinflusen erwiesenermaßen das Zellwachstum. Solche Einwirkungen, welche die Zellgrösse modifizieren können, sind 1. starke oder geringe Funktion, 2. Hunger und 3. Wechsel der Temperatur.

Indem ich von Funktion spreche, möchte ich nicht die Grössenzunahme der aktiv funktionierenden absorbierenden und sezernierenden Zellen mit einschliessen. Diese Grössenzunahme ist wahrscheinlich nur eine scheinbare. Wir können annehmen, dass es nicht die lebendigen Bestandteile der Zelle sind, die wachsen, sondern diejenigen einer fremden Materie, welche ge-

bildet oder aufgenommen und abgelagert wird. Die Darmzellen wachsen während der Resorption (Mingazzini) bis zu ihrer doppelten Grösse an und erlangen während der Ruhe wieder ihre ursprüngliche Grösse.

Die funktionelle Hypertrophie der Muskelzellen beruht auf der Bildung der kontraktilen Fibrillen und nicht auf derjenigen der gemeinen Bestandteile der Zelle. Illing (05) hat die Grösse der Leberzellen von vielen alten und jungen Tieren verglichen und ein Zunehmen der Grösse mit dem Zunehmen des Alters entdeckt. Die Durchschnittsgrösse der Leberzellen eines Pferdes ist 26,5 μ und die eines Fohlens 19,8 μ. Aus der Arbeit ist nicht ersichtlich in welcher Weise die Grössenzunahme zu erklären ist. Es sind zwei Möglichkeiten gegeben, 1. die grossen Zellen könnten grösser sein, weil sie mehr Sekret enthalten und mehr Reservestoffe (Fett, Glykogen) gespeichert haben. 2. Es konnten die genuinen Zellteile, Kern und Protoplasma, vergrössert werden.

Es wäre von grossem Interesse, zu wissen, ob Illings Resultate sich auch bei nicht sezernierenden Zellen bewähren.

Ein Zunehmen der Chromatinmenge in aktiv funktionierenden Metazoenzellen ist anderswo beobachtet worden. Als Beispiel wäre anzuführen der vergrösserte Kern eines unreifen Eies während der Bildung des Eidotters und einer Speicheldrüsenzelle während der Sekretion.

Die Frage, ob eine lange fortgesetzte Funktion eine dauernde Vergrösserung der Metazoenzelle bewirkt, ist nicht hinlänglich untersucht worden.

Ausser dem Vergleich der Grösse gewisser Zellen bei jungen und alten Tieren derselben Gattung kenne ich keine Experimente, welche diesen Gegenstand behandeln. Fortgesetzte Funktion geht Hand in Hand mit dem zunehmenden Alter, und wenn die bei Protozoen beobachteten Vorgänge ebenso für Metazoen gelten, so musste man ein Zunehmen der Zellgrösse mit dem Zunehmen des Alters erwarten. Dieser Ansicht ist vielfach widersprochen worden.

Cohnstein und Zuntz (84) haben Messungen der Blutkörperchen von sehr jungen und von ausgewachsenen Tieren vorgenommen. Das Resultat, zu welchem sie gekommen sind, ist, dass das Alter von einer Abnahme der Zellgrösse begleitet

ist. Eine alte Ziege hatte Blutkörperchen von 0,0041 μ im Durchmesser, diejenigen einer acht Tage alten Ziege waren 0,0054 μ im Durchmesser.

Walker fand, dass seine eigenen Blutkörperchen an Grösse zugenommen hatten in den Jahren 1855—1863.

Jickeli erklärt dies durch folgende Behauptung: „Durch eine periodische Verjüngung der Körpersäfte wachsen die ständig kleiner werdenden Teilsprösslinge wieder zur ursprünglichen Grösse heran".

Jickeli (02) behauptet, dass Zellen, die einer erhöhten Tätigkeit und Anstrengung unterworfen sind, an Grösse abnehmen. Er sagt: „Die Zellen des phylogenetisch mehr belasteten Männchens sind kleiner, als die des phylogenetisch weniger belasteten Weibchens". Als Beweis hierfür gibt er Messungen, die zeigen, dass die Zellen des Weibes grösser sind, als die des Mannes. In 1 cmm Blut des Mannes befinden sich fünf Millionen rote Blutkörperchen. Bei dem Weibe nur $4^1/_2$ Millionen Blutkörperchen, die den gleichen Raum einnehmen und damit ihre bedeutendere Grösse anzeigen.

Eine echte Zunahme der Zellgrösse, d. h. der vitalen Bestandteile, hervorgerufen durch aktive Funktion, ist bis jetzt nur bei den Protozoen mit Sicherheit beobachtet worden. R. Hertwig hat festgestellt, dass Kernhypertrophie durch fortgesetzte Funktion der Zelle hervorgerufen wird. Überernährte, d. h. durch fortgesetzte Assimilation einseitig angestrengte Tiere, erreichen ein Stadium, welches Calkins Depressionsstadium benannt hat, in welchem der Kern so abnorm gross geworden ist, dass die Fähigkeit der Zelle in gleicher Richtung weiter zu funktionieren aufhört. Eine Erholung der Zelle ist nur dann möglich, wenn sie ihre Kernmasse vermindert.

Es ist von Hertwig festgestellt worden, dass die Kernhypertrophie, bevor sie Depressionszustände und dadurch Hungererscheinungen hervorruft, beim Dileptus ein Zunehmen der Zellgrösse hervorruft. Die Teilungsgrösse einer dreimonatlichen bei 25° C. gut genährten Dileptuskultur nahm allmählich von $0{,}24 \times 0{,}08$ mm bis auf $0{,}48 \times 0{,}096$ mm zu.

Die verschiedenen Hungerexperimente mit Protozoen von Wallengren, Kasanzeff und hauptsächlich R. Hertwig zeigen, dass Hunger nicht allein ein Abnehmen in der Grösse

des Individuums bewirkt, sondern auch eine Veränderung der Kernplasma-Relation auf Kosten des Plasmas.

Paramaecium und Colpidium werden viel kleiner, als ihre ursprüngliche Grösse gewesen ist. Gleichzeitig wird der Kern im Vergleich mit dem Plasma bis zur Depression abnorm gross und pathologische Veränderungen finden statt.

Dilepten nehmen allmählich ab bis zu einer unglaublich kleinen Grösse, welche Hertwig die Hungergrösse nennt, worauf sie sich zu Kügelchen zusammenrollen und sterben.

Ein Abnehmen der Grösse auf Grund von Hunger ist viel bedeutender bei vielkernigen Formen, wie Actinosphaerium, Dileptus, als bei Paramoecium, wo nur ein Haupt- und Nebenkern vorhanden sind und dadurch Schwierigkeiten in der Reduktion der Kernmasse entstehen. In Hungerkulturen erzeugte Protozoen-Cysten blieben unter Normalgrösse und geben zwerghaften Individuen den Ursprung.

O. Maas hat bei einigen neueren Experimenten gefunden, dass Hunger eine Abnahme der Grösse in den Kragenzellen der Schwämme bewirkt.

Citron behauptet, dass bei Syncoryne lareii der Hunger infolge der Abnahme des Protoplasmas ein Abflachen des Ectoderms bis auf ein Minimum hervorruft.

Morpurgo (89) hat in seinen Experimenten mit Tauben in der Leber, den Nieren, dem Pankreas und den Muskelfasern eine bestimmte Abnahme der Zell- und Kerngrösse gefunden. Die Abnahme der Zellgrösse ist viel bedeutender als die des Kerns, was zu einer veränderten Kernplasma-Relation führt.

Lukjanow (97) und seine Schüler (Lazarew und Downerowitsch) haben bei hungernden Kaninchen eine starke Verkleinerung der Pankreaszellen gefunden. Nicht nur die Zellen, sondern auch ihr Kern sind kleiner als beim normalen Zustand.

Laut Downerowitsch ist auch eine Abnahme der Grösse der Rückenmarkzellen wahrzunehmen.

Im Widerspruch zu den bisher referierten Untersuchungen stehen die Angaben von E. Schultz.

Eugen Schultz (04) behauptet, dass Planarien auf $^1/_{12}$ ihrer ursprünglichen Körpergrösse reduziert worden sind ohne Abnahme der Zellengrösse. Die Abnahme der Grösse beruht,

wie er sagt, auf der Degeneration und Reduktion von ganzen Zellen, die somit ihre Anzahl vermindern.

Wenn Schultzes Beobachtungen korrekt sind, dann bleibt bei Planaria die Zellgrösse und die Kernplasma-Relation der verhungernden aber noch nicht degenerierten Zellen im Vergleich mit den normalen Zellen dieselbe.

Alle anderen Beobachtungen, sowohl an Protozoen, wie an Metazoen, zeigen ein anderes Resultat, nämlich, dass Hunger, ehe er pathologische Veränderungen hervorruft, eine Verkleinerung der Zelle mit einer Verschiebung der Kernplasma-Relation zu ungunsten des Protoplasmas bewirkt.

Kälte führt eine Verlangsamung in der Zellteilung herbei und, wie R. Hertwigs Experimente an Protozoen zeigen, ein abnormes Wachstum des Kernes im Vergleich mit dem des Plasmas.

Wärme dagegen beschleunigt die Zellteilung und bringt eine Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Plasmas hervor.

Die Zunahme in der Grösse des Kernes und die Verlangsamung der Zellteilung sind die zwei Hauptwirkungen der Kälte, welche eine Vergrösserung der Zelle über die Norm hervorrufen.

In der Wärme bleiben die Kerne kleiner im Verhältnis zu der Grösse der Zelle, Teilung und Wachstum sind beschleunigt und eine allmähliche Abnahme der Zellgrösse wird hervorgerufen.

Die Abnahme oder Zunahme in der Zellgrösse wird gesteigert, bis eine eigen der gegebenen Temperatur angepasste Kernplasmarelation erreicht ist, worauf die Zellgrösse konstant bleibt.

R. Hertwigs Experimente an Paramoecium, Dileptus und anderen Protozoen, wie auch die von Popoff an Stylonychia und Frontonia zeigen vollkommen klar, dass Schwankungen in der Temperatur Variationen in der Kernplasmarelation und in der Zellgrösse hervorrufen.

Gleichlautende Resultate sind von Marcus (03) bei Experimenten mit Seeigeleiern erhalten worden. Gastrulae und Plutei bei 9° C. gezüchtet, besassen grössere Zellen mit nicht nur absolut, sondern auch relativ grösseren Kernen als diejenigen, welche bei 22° C. gezüchtet worden waren.

Marcus' Experimente mit überreifen Seeigeleiern tragen dazu bei, die Annahme einer Veränderung der Kernplasmarelation in hoher und niederer Temperatur zu bestätigen. Überreife

Eier entwickelten sich besser bei 22° C. als normal abgelegte Eier, dagegen bei 9° C. entwickelten sie sich nicht über das Blastulastadium hinaus. Nach Hertwig wird Überreife von einer Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Kernes verursacht. Das Gegenteil findet durch die Wärme statt und somit wäre die Überreife durch die Wärme ausgeglichen worden.

Kälte dagegen ändert die Kernplasmarelation in gleichem Sinne wie die Überreife. Es muss zu einer Hypertrophie des Kernes kommen, die weitere Zellteilungen unmöglich macht.

Die Literaturübersicht, welche ich gegeben habe, lässt erkennen, welch interessantes Problem in den die Zellgrösse bestimmenden Faktoren enthalten ist, zugleich erhellt aber auch aus ihr, wie viele Fragen noch auf diesem Gebiet der Entscheidung harren.

Ich habe mit Experimenten am Froschei den Einfluss der Eigrösse und der Temperatur auf Entwicklung und Zellgrösse zu prüfen versucht.

Ich möchte an dieser Stelle die Gelegenheit wahrnehmen, Herrn Prof. Geheimen Hofrat R. Hertwig für seinen wertvollen Rat wie für sein grosses Interesse an meiner Arbeit, ebenso auch dem Assistenten des Zoologischen Instituts, Herrn Dr. Popoff, für seine stete Hilfsbereitschaft und seine schätzenswerten Winke zu danken.

II. Experimenteller Teil.

1. Variationen in der Zellgrösse.

Sowohl Rana temporaria wie Rana esculenta zeigen beträchtliche Schwankungen in der mittleren Grösse der aus verschiedenen Gelegen stammenden Eier.

Die folgenden Maße geben die mittleren Eigrössen verschiedener Gelege von Rana temporaria an: 2,10, 1,85, 1,74, 1,70, 1,60 und 1,50 mm, für Rana esculenta 1,72, 1,65, 1,53, 1,47, 1,40, 1,36, 1,17 mm.

Die Frösche, welche Eier von den oben angegebenen Grössen lieferten, waren in verschiedenen Gegenden aus der Umgebung von München beschafft worden.

Diejenigen, welche die grössten Eier legten, wurden nicht nur in Dorfen gefangen, einer kalten, hügeligen und bewaldeten Gegend, sondern auch in Dachau, das in warmer, sumpfiger Ebene liegt, wo die Frösche einige Wochen früher ablaichen.

Die Frösche, welche Eier von der geringsten Grösse hervorbrachten, waren in Ebenhausen an dunklen, kalten Waldtümpeln gefangen.

Es zeigt sich da ein Mangel an Zusammenhang zwischen der Grösse der Eier und der Temperatur des Ortes, wo die Frösche geholt wurden.

Variation in der Eigrösse findet sich nicht nur bei Eiern von verschiedenen Gelegen. Ein bedeutender Unterschied in der Grösse kann auch zwischen Eiern beobachtet werden, die von ein und demselben Weibchen gelegt wurden. Die Variation ist hier lange nicht so ausgesprochen, aber es kommt nicht selten vor, dass in einer Masse von Eiern von beinahe derselben Grösse einige Riesen- und Zwergeier sich finden. Von 500 Rana esculenta-Eiern, deren Durchmesser eine Mittelgrösse von 1,53 mm besass, entnahm ich 40 von 1,85—1,95 mm und 65 von 1,42 mm im Durchmesser. Aus einem anderen Haufen von 400 Eiern, deren Mitteldurchmesser 1,47 mm betrug, fand ich nur zwölf Eier, die 1,85 mm, und zehn, die 1,42 mm maßen.

Ein dritter Haufen von 500 Eiern ergab folgendes:

Aus 440 Eiern von 1,50 mm Durchschnittsgrösse wurden ausgewählt:

10 Eier von 1,80 mm,
23 „ „ 1,20 „
23 „ „ 1,15 „ und
9 „ „ 1,05 „

Ich habe kleine Weibchen gehabt, welche grosse Eier, und auch grosse Weibchen, welche kleine Eier gelegt haben. Es besteht also keine Beziehung zwischen der Grösse der Eltern und der Grösse der Eier ihres Geleges.

a) Einfluss der Eigrösse auf die Geschwindigkeit der Entwicklung.

Aus den verschiedenen Gelegen wurden drei Kulturen angesetzt, welche ich mit den Buchstaben A, C und D bezeichnet habe.

Die Kultur A wurde von einem Gelege gewählt, in dem die Mehrzahl der Eier 1,30 mm im Durchmesser maß. Sie bestand aus zehn Eiern von 1,64 mm im Durchmesser (Kultur Aa) und aus zehn von 1,14 mm (Kultur Ab).

Tabelle 1. Geschwindigkeit der Entwicklung.

Kultur	Mittlere Grösse der Eier in dem Gelege	Zeit der Befruchtung	Grösse der Versuchs-Eier		Zweizellig	Achtzellig	32-zellig	Gastrula Anfang	Gastrula Schluss	Neurula	Ausschlüpfen	Kiemen links	Erste Spur der hinteren Beine	Vordere Beine brechen durch	Schwanz versehen
A	1,33 mm	2. VI. 12 h vorm.	A a 1,64 mm 10 Eier	Beobachtungszeit	3. VI. 3 h v.	3. VI. 5 h v.	3. VI. 7.30 v.	4. VI. 11 h v.	5. VI. 8 h v.	6. VI. nchm.	11. VI. nchm.	15. VI.	30. VI.	16. VIII.	22. VIII.
				Zahl der nach d. Befr. verfl. Std.	3	5	$7^1/_2$	35	56	4 Tage	$8^1/_2$ Tg.	13 Tg.	28 Tg.	75 Tg.	81 Tg.
			A b 1,14 mm 10 Eier	Beobachtungszeit	3. VI. 3 h v.	3. VI. 5 h v.	3. VI. 2.30 v.	4. VI. 9 h v.	5. VI. 2 h v.	6. VI. nchm.	11. VI.	15. VI.	6. VII.	20. VIII.	27. VIII.
				Zahl der nach d. Befr. verfl. Std.	3	5	$7^1/_2$	33	50	4 Tage	$8^1/_2$ Tg.	13 Tg.	34 Tg.	79 Tg.	86 Tg.
C	1,53 mm	23. V. 10 h vorm.	C a 1,90 mm 40 Eier	Beobachtungszeit							30. V.	4. VI.	19. VI.	14. VIII.	
				Zahl der nach d. Befr. verfl. Std.					64		$7^1/_2$ Tg.	12 Tg.	27 Tg.	72 Tg.	
			C b 1,45 mm 65 Eier	Beobachtungszeit							30. V.	4. VI.	25. VI.	26. VIII.	
				Zahl der nach d Befr. verfl. Std.					62		7 Tage	12 Tg	33 Tg.	84 Tg	
D	1,40 mm	5. VI. vorm.	D a 1,81 mm 20 Eier	Beobachtungszeit							12. VI.		6. VII		
				Zahl der nach d. Befr. verfl. Std.							$7^1{}_2$ Tg		31 Tg.		
			D b 1,20 mm 10 Eier	Beobachtungszeit							12. VI.		5. VII.		
				Zahl der nach d. Befr. verfl. Std.							$7^1/_2$ Tg.		30 Tg.		

Für Kultur C wurden 40 Eier, die 1,90 mm (Kultur Ca) und 65 die 1,45 mm (Kultur Cb) massen, aus einem Haufen ausgesucht, dessen Eier meistens 1,53 mm im Durchmesser gross waren.

Kultur D bestand aus 20 Eiern von 1,81 mm (Kultur Da) und 10 Eiern von 1,19 mm (Kultur Db), von Eiern gewählt, deren Mittelgrösse 1,40 mm im Durchmesser war.

Die grossen und die kleinen Eier wurden in verschiedene, gleich grosse Schalen gebracht, und bei einer Zimmertemperatur von durchschnittlich 20° C. ihrer Entwicklung überlassen.

Teile von Elodea canadensis wurden in das Wasser mit den Eiern gelegt. Das Wasser wurde jeden dritten oder vierten Tag gewechselt, und die Pflanzen erneuert, wenn sie zu dicht mit weissen lockeren Massen von Carchesium etc. bedeckt waren.

Bei den verschiedenen Entwicklungsstadien wurde die Zeit verzeichnet, um die Geschwindigkeit der Entwicklung der grossen und kleinen Eier einer Kultur zu vergleichen.

Kultur A wurde am genauesten in ihrer Entwicklung beobachtet.

Tabelle 1 zeigt uns die Grösse der Eier von den drei Kulturen, die Zeit, zu der die Eier befruchtet wurden, die beobachtete Zeit der verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung, und auch für jedes Stadium die Anzahl der Stunden seit der Befruchtung.

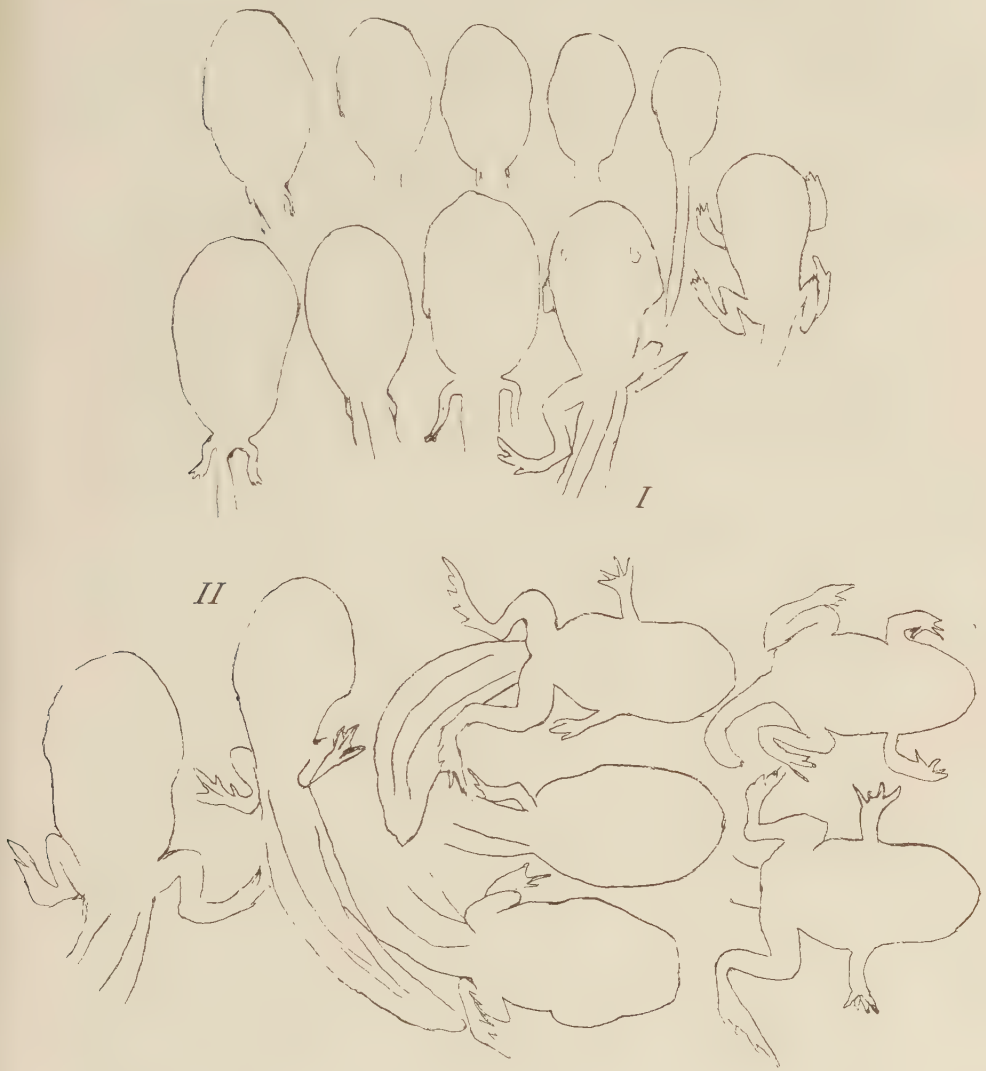
Die verzeichnete Zeit ist die Durchschnittszeit für die Mehrzahl der Embryonen einer Kultur.

In Kultur A erfolgte die erste Teilung drei Stunden nach der Befruchtung gleichzeitig an den grossen und kleinen Eiern. Die Teilungs-Gastrula und Neurula-Stadien traten für beide Grössen durchschnittlich zur selben Zeit ein.

Die kleineren Eier zeigten eine geringe Neigung sich schneller zu entwickeln. Dennoch geschah ihr Ausschlüpfen zur selben Zeit.

Erst nachdem die Kiemen auf der rechten Seite verschwunden sind, bemerken wir eine sichtbare Verschiedenheit in der Geschwindigkeit der Entwicklung. Das Stomodaeum kommt in Berührung mit dem Verdauungskanal einige Zeit nachdem die Kaulquappe ausgeschlüpft ist, und die Kaulquappen beginnen erst dann gierig zu fressen, wenn die äusseren Kiemen anfangen resorbiert zu werden. Nach dieser Periode beobachtete ich, dass die Kaul-

quappen der Rieseneier sich schneller entwickelten als die aus den Zwergeiern. In all meinen Kulturen haben sich die Kaulquappen aus den Rieseneiern früher metamorphosiert als die Zwergeierkaulquappen.



Figur 1.

Zeigt die verschiedenen Stadien, die sich zu einer gegebenen Zeit vorfinden. I in einer Kultur von gleich grossen Eiern, II in in einer solchen, bei der auf die Grösse der Eier nicht geachtet worden war.

Einen Fall, der eine scheinbare Ausnahme bildet, möchte ich anführen. In Kultur D (Tabelle 1) befanden sich 20 Rieseneier und nur 10 Zwergeier. Die Riesen- und Zwergeier wurden in gleich grossen Schalen gehalten. Die Entwicklung verlief gleichmässig schnell, bis die Kaulquappen zu fressen begannen. Hierauf, wahrscheinlich durch die grössere Anhäufung der Rieseneier, tritt bei den Kaulquappen eine Verzögerung ihrer Entwicklung ein. Die grössere Lebensfähigkeit der Rieseneierkaulquappen wurde neutralisiert durch die Anhäufung.

Textfigur 1 zeigt die Verschiedenheit in der Entwicklungsgeschwindigkeit in einer Kultur, wo die Eier von verschiedener Grösse waren, im Vergleich mit einer Kultur, deren Eier nur eine Grösse hatten.

Kultur II, im Text Fig. 1, die unteren Zeichnungen, wurde am 30. Mai mit 70 Eiern angefangen, welche alle von gleicher, ausgesuchter Grösse waren. Kultur I, die oberen Zeichnungen, stammt vom 14. Mai und bestand aus 100 Eiern, die ohne Rücksicht auf ihre Grösse von einem Gelege entnommen waren.

Am 3. Juli wurden die Umrisse von all den verschiedenen Stadien in den Kulturen gezeichnet. Die Verschiedenheit in der Geschwindigkeit ihrer Entwicklung ist auffallend. In Kultur II betrug die Zeit für die Metamorphose von der ersten Kaulquappe bis zur letzten weniger als zwei Wochen. Anderseits war die Metamorphose in Kultur I für die erste bis zur letzten Kaulquappe in zwei Monaten beendet.

Auch in den vielen Kulturen, welche Prof. Hertwig angesetzt hat, und bei denen auf die Eigrösse keine Rücksicht genommen wurde, war die Verschiedenheit in der Entwicklungsgeschwindigkeit von Kaulquappen derselben Kultur ausserordentlich bemerkbar.

Ich will nun nicht behaupten, dass die variierende Grösse des Eies die einzige Ursache hiervon ist. Wenn die anderen Einflüsse dieselben bleiben, so wird derjenige der Eigrösse auf die Entwicklungsgeschwindigkeit sehr wahrnehmbar. Aus später zu erwähnenden Experimenten werden wir sehen, dass Überhäufung der Kultur, verschiedene Grade von Lebensfähigkeit der Kaulquappen, verschiedene Ernährung und andere unbekannte Ursachen ihren Einfluss ausüben. Aber man muss zugeben, dass die variierende Grösse des Eies ein wichtiger Faktor ist.

b) Einfluss der Eigrösse auf die Entwicklung bei hoher und niederer Temperatur.

Tabelle 2 gibt die Resultate einer Serie von Experimenten über die Entwicklung von Rana temporaria bei den drei Temperaturen von 25° C., 20° C. und 10° C. an.

Neun verschiedene Gelege wurden benutzt, wobei ein jedes in drei für die verschiedenen Temperaturen bestimmte Teile geteilt wurde.

Die Gelege II, III, IV, VIII und IX wurden unmittelbar nach der Befruchtung den drei Temperaturen ausgesetzt, die übrigen wurden bei einer Zimmertemperatur von 20° C. gehalten bis die Eier das 2—16zellige Stadium erreicht hatten. Dann wurden dieselben den drei verschiedenen Temperaturen ausgesetzt.

Die Mittelgrösse eines jeden Geleges, ebenso der Ort, wo die Eltern herstammten, sind in der zweiten Reihe der Tabelle angeführt. Die dritte, vierte und fünfte Reihe geben an, wie die Entwicklung bei den drei Temperaturen vor sich ging. Die sechste Reihe gibt an, ob das Gelege künstlich befruchtet oder natürlich abgelaicht worden war und an welchem Datum.

Gelege I schien garnicht gut, aber die wenigen Eier, die sich zu Kaulquappen entwickelten, waren diejenigen unter 10° C.

10° C. ist durchaus nicht zu kalt für Rana temporaria-Eier, welche schon im Frühjahr und zwar Ende März abgelaicht werden.

Bei dieser Temperatur entwickelten sich alle Kulturen gut, dasselbe gilt auch für diejenigen bei 20° C.

25° C. ist hingegen übernormal und nur die grössten Eier entwickelten sich in Wasser von so hoher Temperatur.

Das Resultat dieser Experimente ist, dass das aus den grössten Eiern bestehende Gelege höheren Temperaturen besser widerstehen kann, als solche, die aus kleineren Eiern bestehen.

Ich liess von zehn Kulturen von Rana esculenta die eine Hälfte der Eier von einer jeden Kultur bei 30° C. und die andere bei 15° C. sich entwickeln. Alle entwickelten sich in beiden Temperaturen gut, und zwar Gelege mit Eiern von 1,70 mm im Durchmesser ebenso wie diejenigen mit Eiern von 1,20 mm im Durchmesser.

30° C. ist keine abnorme Wärme für Rana esculenta-Eier, welche gegen Ende Mai bis spät im Juni gelegt werden. Wahr-

scheinlich würde bei Anwendung einer höheren Temperatur die stärkere Lebensfähigkeit der grösseren Eier offenbar werden.

Im vorigen Jahr wurden 1,5 mm und 1,17 mm grosse Rana esculenta-Eier je einer Temperatur von 10°, 12°, 19° und 25° C.

Tabelle 2.
Entwicklung unter hoher und niederer Temperatur.
(Rana temporaria.)

Kultur	Eigrösse	Das Verhalten in den Temperaturen			Befr.
		25° C	20° C	10° C	
I.	1,49 mm Ebenhausen 13. Apr.	Sehr schlecht Bis Blastula und sterben dann.	Nicht gut 1/6 schlecht entw. 5/6 gar nicht entw.	Die wenigen gut Viele sterben bei Gastrulae. Sehr wenige schlüpfen aus.	Abgelaicht
II.	1,64 mm Dorfen 19. Apr.	Schlecht 16 schlüpfen aus, aber deformiert. Am 30. Mai bleiben nur 3.	Gut	Gut	Künstlich
III.	1,74 mm Aumeister 10. Apr.	Nicht gut Sehr wenige schlüpfen aus und sind deformiert.	Gut 2/3 entwickelt.	Gut 2/3 entwickelt.	Künstlich
IV.	185, mm Dorfen 18. Apr.	Sehr schlecht Bis Blastulae, sterben dann.	Nicht gut 2/3 entwickelt. Viele deformiert.	Gut	Künstlich
V.	1,87 mm Dorfen 15. Apr.	Schlecht Nur 2 Kaulquappen sind gebildet.	Gut 1/2 entwickelt.	Gut	Abgelaicht
VI.	1,90 mm Dachau 14. Apr.	Gut 1/3 entwickelt.	Gut	Gut	Abgelaicht
VII.	1,98 mm Dorfen 17. Apr.	Gut	Gut	Gut	Künstlich
VIII.	2,00 mm Dorfen 20. Apr.	Gut	Gut	Gut	Künstlich
IX.	2,15 mm Dachau 13. Apr.	Gut 1/2 entwickelt.	Gut 4/5 entwickelt.	Gut 4/5 entwickelt.	Künstlich

ausgesetzt. Bei 19° und 27° entwickelten sich alle gut, aber bei 10° und 12° starben die kleineren Eier bald nach Schliessung des Blastoporus ab. Anderseits widerstanden die grösseren Eier der niedrigen Temperatur, bis die Kaulquappen ausschlüpften. Einige lebten monatelang, starben aber, bevor sie über 1 cm lang geworden waren.

Diese Experimente mit Rana esculenta-Eiern ergänzen somit die bei Temporaria erzielten Resultate. Je grösser die Eier sind, desto besser können sie extremen Temperaturen widerstehen.

Hier möchte ich folgendes einschalten:

Voriges Jahr bemerkte ich bei einer Kultur von sehr gleichmässig grossen Eiern von Rana esculenta ein sehr kleines Ei, das nur $^3/_4$ von der Durchmesserlänge der anderen hatte, d. h. weniger als die Hälfte des Volumens. Die erste Teilungsfurche trennte die dunkle Area in sehr ungleiche Teile. Die zweite Furche bildete eine sehr grosse Brechungsfurche und trat erst dann ein, als fast alle Schwestereier sich in einem vorgeschrittenen 32 zelligen Stadium befanden. Der Blastoporus wurde in der

Tabelle 3.

Entwicklungsfähigkeit der verschieden grossen Eier aus denselben Gelege (Rana esculenta).

Zahl der gewählten Eier	Durchmesser der Eier in Millimeter	Volumen (das Volumen der Mehrzahl der Eier gesetzt als 1)	Erreichtes Stadium
9	1,05	$^1/_3$ (0,34)	1 Ei stirbt als Blastula. 5 Eier sterben am Schluss d. Gastrulation. 3 „ „ im Neurula-Stadium.
23	1,15	weniger als $^1/_2$ (0,45)	6 Eier sterben im Gastrula-Stadium. 8 „ „ „ Neurula-Stadium. 9 „ schlüpfen aus u. entwickeln weiter.
25	1,20	$^1/_2$ (0,51)	3 Eier sterben vor dem Ausschlüpfen. 20 „ schlüpfen aus u. entwickeln weiter.
23	1,50 (Grösse der Mehrzahl der Eier)	1,00	Alle schlüpfen aus.
10	1,80	1,70	Eins stirbt vor dem Ausschlüpfen, die anderen entwickeln weiter.

normalen Lage angelegt. Jedoch starb das Ei ehe der Gastrulationsprozess vollendet war.

Unter den diesjährigen Kulturen fand ich in einem Laich von Eiern mit einem mittleren Durchmesser von 1,50 mm (Tabelle 4) neun Eier, die nur 1,05 mm gross waren, d. h. ihr Volumen betrug nur $^2/_3$ der normalen Eier. (s. Tabelle 3.)

Drei davon erreichten das Neurulastadium und starben dann; fünf starben am Ende der Gastrulation und eines noch als Blastula.

Aus demselben Gelege suchte ich 23 Eier von 1,15 mm Mittelgrösse, d. h. ein wenig mehr als die Hälfte des Volumens der normalen Eier. Von diesen starben sechs während der Gastrulation, acht als Neurulae. Die übrigen neun schlüpften als normale Kaulquappen aus.

Von 23 anderen Eiern aus demselben Gelege, welche 1,20 mm gross waren (genau die Hälfte des Volumens der normalen Eier), starben nur drei vor dem Stadium, auf dem sie ausschlüpfen; die übrigen entwickelten sich normal und gut.

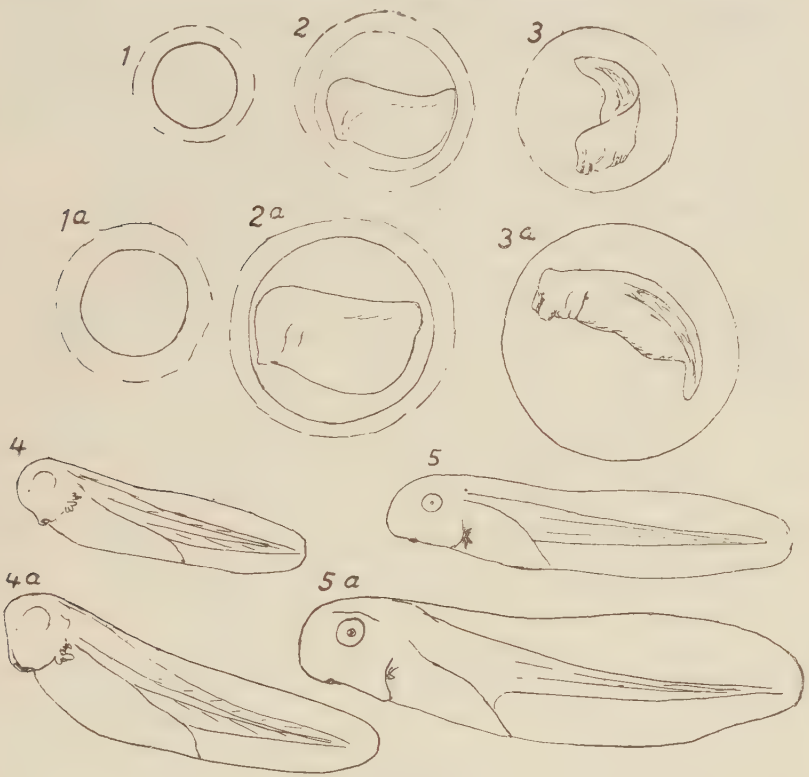
Es scheint für das Abweichen von der Mittelgrösse unter den Eiern derselben Eltern eine gewisse Grenze zu bestehen, unter welche die Grösse der Eier nicht sinken darf, wenn sich die Eier noch entwickeln sollen.

c) Einfluss der Eigrösse auf die Grösse der Kaulquappe und des Frosches.

Textfig. 2 ist die Illustration der verschiedenen Stadien in der Entwicklung der Kultur C, deren Entwicklungsschnelligkeit in Tabelle 1 angegeben ist. Die Umrisse sind alle in dem gleichen Maßstab gezeichnet, so dass man die Abbildungen der grösseren und kleineren Formen in den entsprechenden Stadien vergleichen kann. Sie geben so genau wie möglich die Durchschnittsgrössen der Embryonen und der Kaulquappen der kleinen und grossen Eierkulturen der Kultur C an.

Die einfachen arabischen Ziffern bezeichnen die Zwergkulturformen, die Ziffern mit dem Buchstaben a die Riesenkulturformen. Bis zu der Zeit, wo die linken Kiemen zu verschwinden anfangen, sind alle Embryonen und Kaulquappen von jeder Kultur fast gleich gross. Nach diesem Stadium zeigten sich Unregelmässigkeiten in der Entwicklungsschnelligkeit, so dass zu einer bestimmten Zeit

die grössten der Zwergkulturkaulquappen grösser als die kleinsten der Riesenkulturkaulquappen waren. Dies wurde dadurch verursacht, dass die Entwicklung bei einigen Kaulquappen schneller vor sich ging als bei andern. Dagegen waren die Kaulquappen



Figur 2.

(Alle Zeichnungen sind von Rana esculenta.)

Figg. 1—7 Zeichnungen von Froscheiern (1,45 mm im Durchmesser) in verschiedenen Entwicklungsstadien.

Figg. 1a—7a Zeichnungen von Froscheiern (1,90 mm im Durchmesser) in entsprechenden Entwicklungsstadien wie Figg. 1—7.

der Zwergkultur im selben Entwicklungsstadium, unabhängig von der Zeit, stets kleiner als diejenigen der Riesenkultur.

Tabelle 4 gibt die Maße der Zwerg- und Riesenkulturen an. Die Grössenverhältnisse des Eies, der Gastrula, des neuausgeschlüpften Embryos, der Kaulquappe mit äusseren Kiemen

nur noch auf der linken Seite sind in jeder Kultur gewonnen worden durch Messen ein und desselben Tieres auf den verschiedenen Entwicklungsstadien.

Tabelle 4. Maße der Zwerg- und Rieseneierkulturen.

Messungen in Millimeter der Formen welche in Textfig. 2 gezeichnet sind.

Stadien		Riesenkultur	Zwergkultur	Proportion in Volumen Riesenkultur Zwergkultur
Ei		1,90	1,45	Ungefähr 2,2 : 1
Geschl. Gastrula		1,99 × 2,00	1,45 × 1,49	
Ausschlüpfen	Länge der Kaulquappe . .	7,00	5,2	Ungefähr 2,9 : 1
	Länge d. Kopfes und Körpers	4,4	3,0	
	Breite	1,0	0,7	
	Höhe	1,4	1,0	
Kiemen nur auf der linken Seite	Länge der Kaulquappe . .	8,5	7,0	Ungefähr 2 : 1
	Länge d. Kopfes und Körpers	4,8	4,0	
	Breite	1,6	1,3	
	Höhe	1,4	1,0	
Hintere Beine als Höcker-Körper		9 × 6,00	8 × 5,25	Ungefähr 1,28 : 1
Hintere Beine als längliche Höcker-Körper . .		13,5 × 8,00	11.5 × 7,3	Ungefähr 1.28 : 1
Neu metamorphosierter Frosch-Körper . . .		23 × 12 und 20 × 12	20 × 10	Ungef. 1,9—1,4 : 1

Von den zehn Fröschen der Riesenkultur waren nur drei 23 mm lang; die anderen waren nur um ein geringes grösser als die Frösche der Zwergkultur, welche alle ungefähr 20 mm lang und 10 mm breit waren.

Ich habe einen sehr oberflächlichen Vergleich der Volumina der Zwerg- und Riesenformen gemacht, indem ich die Länge mit der Breite und der Höhe bei Kaulquappen (ohne Schwanz) und Fröschen multipliziert habe. Es ist schwierig, die Volumina der Froschkörper wegen der grossen Differenz in ihrem Ausdehnungsgrad genauer festzustellen.

Die erzielten Proportionen sind die in der letzten Reihe der Tabelle 4. Die Embryonen stehen auf den frühesten Stadien der Entwicklung im gleichen Grössenverhältnis zueinander wie die Eier, aus denen sie sich entwickelt haben. In dem berechneten Fall beträgt das Volumen der Rieseneier und das der dazu gehörigen Kaulquappen im frühsten Stadium das Doppelte desjenigen der Zwergeier und der entsprechenden Kaulquappen. Später vermindern sich die Differenzen, bleiben aber immerhin noch beträchtlich.

d) Einfluss der Eigrösse auf die Zellgrösse.

Morgan (04) isolierte Zwerg- und Rieseneier von Rana und erzielte kleine und grosse Gastrulae und Neurulae.

Die grösseren Embryonen entwickelten sich aus den grösseren Eiern und bestanden aus grösseren Zellen, als die kleinen Embryonen aus den kleinen Eiern. Der Beweis schien nicht genügend, um die Ansicht aufrecht zu halten, dass die Zellen proportional kleiner sind. Bei älteren Embryonen fand Morgan es schwer, eine ausgesprochene Differenz festzustellen.

Ich habe die Morganschen Untersuchungen wieder aufgenommen.

Die Stadien in der Entwicklung von Rana esculenta, welche ich behufs Vergleich verwandte, sind die folgenden:

1. neu ausgeschlüpfte Kaulquappen,
2. Kaulquappen mit nur noch linken äusseren Kiemen,
3. Kaulquappen, deren Hinterbeine als verlängerte Stümpfe erscheinen,
4. eben metamorphosierte Frösche.

Von den zwei ersten Stadien wurden Querschnitte der ganzen Kaulquappen gemacht. Von den zwei letzten Stadien wurden Stücke von der Epidermis, der Leber, der Rectumwand und der Knorpel herausgenommen und geschnitten.

Camerazeichnungen wurden von vielen Geweben gemacht, wobei stets darauf geachtet wurde, dass die gezeichneten Schnitte aufs genaueste verglichen werden konnten.

Alles Vergleichsmaterial wurde aufbewahrt und die Schnitte in genau derselben Weise gefärbt.

Zur Fixierung wurde Bouins Mischung (3 Teile Subl. 1 Teil Formalin) gebraucht. Einbetten in Chloroform-Paraffin

Figur 3.

Alle Zeichnungen mit Ausnahme von Fig. 9′ sind entworfen nach Schnitten durch Organe der Kaulquappen und Frösche aus der in Tab. 1 (s. Text) erwähnten Kultur C.

Figg. 1—11 sind Querschnitte der Organe von Tieren aus Eiern 1,45 mm im Durchmesser.

Figg. 1a-11a sind Querschnitte der Organe von Tieren aus Eiern 1,90 mm im Durchmesser.

Figg. 1, 1a Querschnitte der Linse
Figg. 2, 2a Querschnitte des Gehörorgans
} von eben ausgeschlüpften Kaulquappen.

Figg. 3, 3a Querschnitte der Epidermis (neben dem Penealorgan)
Figg. 4, 4a Querschnitte der Linse
Figg. 5, 5a Blutkörperchen
} von Kaulquappen, deren linke äussere Kiemen erst vorhanden sind.

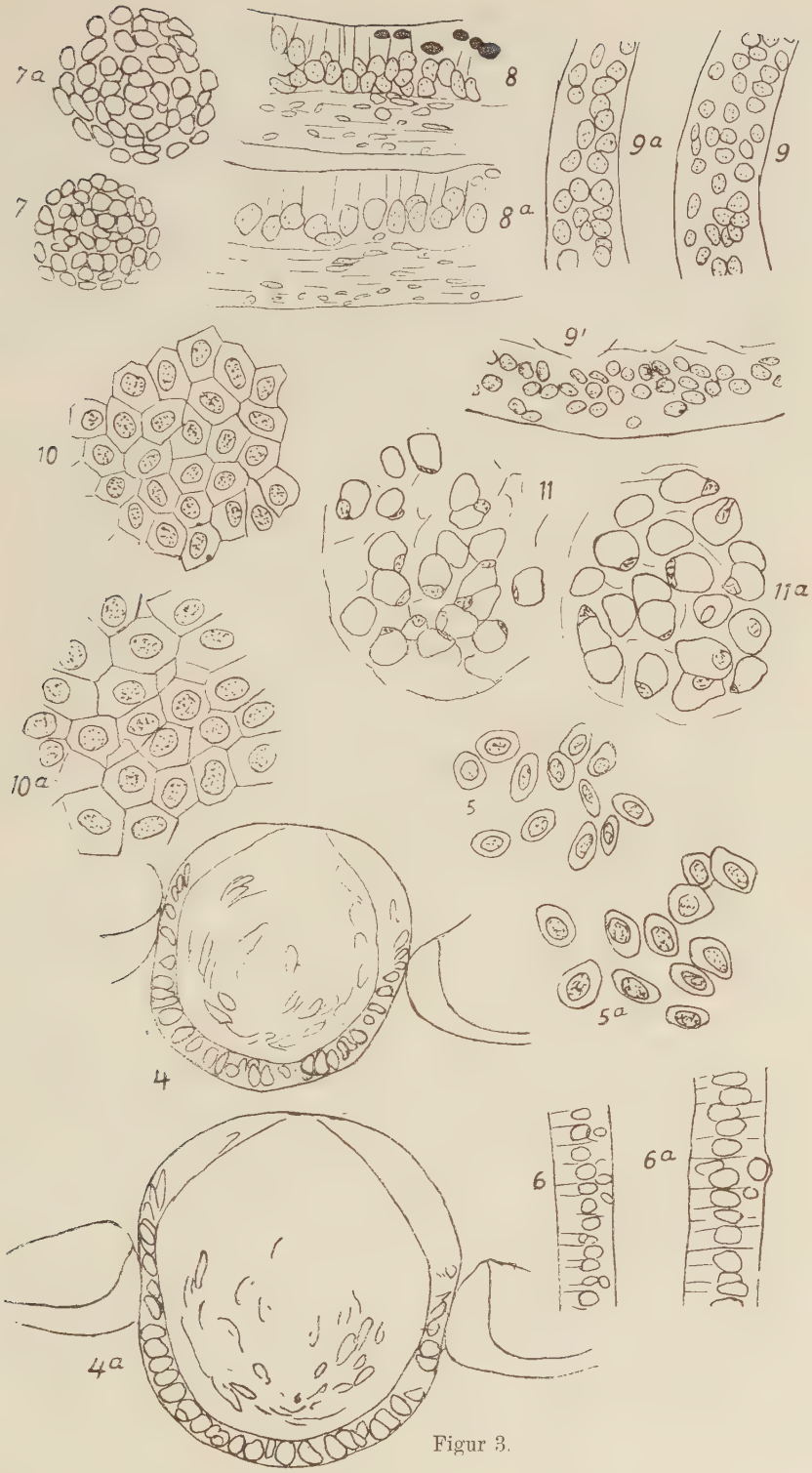
Figg. 6, 6a Querschnitte der Rectumwand
Figg. 7, 7a Querschnitte des Knorpels (Hinterbein)
} von Kaulquappen, deren Hinterbeine als Höckerchen eben erscheinen.

Figg. 8, 8a Querschnitte der Rectumwand
Figg. 9, 9a Querschnitte der Epidermis (Daumen)
} der eben metamorphosierten Frösche.

Fig. 9′ Querschnitt der Epidermis (Daumen) eines eben metamorphosierten Frosches aus einem gleichgrossen Ei aber von anderen Eltern wie von dem Frosch, dessen Epidermis in Fig. 9 dargestellt ist.

Figg. 10, 10a Flächenschnitt der Epidermis
Figg. 11, 11a Querschnitt der Muskelfasern
} der eben metamorphosierten Frösche.

(Vergrösserung. Figg. 1—7 und 1a—7a (mit Ausnahme von 3, 3a) mit Leitz Obj. 2, Leitz Zeichen-Ok. 2. Fig. 3, 3a, 8—11, 8a—11a mit Leitz Obj. 2. Ok. 2, Zeiss, Cam. luc.)



Figur 3.

bewährte sich durchaus bei Formen mit viel Dotter, wobei die Embryonen einige Minuten aus 95%igem Alkohol in eine Mischung von gleichen Teilen von absolutem Alkohol und Chloroform übertragen wurden und dann in reines Chloroform. Daraus wurden sie auf drei bis fünf Stunden in Chloroform mit Paraffin und zuletzt höchstens drei Minuten lang in reinem Paraffin mit dem Schmelzpunkt 55° C. gehalten. Die Schnitte wurden alle in derselben Dicke gemacht und zwar 7,5 μ. Sie wurden mit Delafield-Hämatoxylin und Eosin gefärbt.

Die auf Textfig. 3, Figg. 1—11 (von Kleineierformen) und 1a—11a (von Grosseierformen) geben die erzielten Resultate an.

Ausnahmslos hatten die aus kleinen Eiern hervorgegangenen Tiere sichtlich kleinere Zellen, als die von grossen Eiern stammenden.

Ich habe Messungen der Kerne in einem Flachenschnitt der Epidermiszellen (Textfig. 3, Figg. 10, 10a) von eben metamorphosierten Fröschen vorgenommen. Wenn wir annehmen, dass die Kerne ebenso tief wie breit sind, dann ist das Mittelvolumen des Kernes beim grosszelligen Frosch $6 \times 4 \times 4 = 96$, während dasjenige der Kerne bei den kleinzelligen Fröschen $5 \times 3 \times 3 = 45$ beträgt. Das Verhältnis ist hier ungefähr 2 : 1.

Der grosszellige Frosch entstand aus einem Ei mit einem Durchmesser von 1,90 mm; der andere aus einem Ei dessen Durchmesser 1,45 mm maß.

Der Durchmesser des kleineren Eies beträgt ungefähr $^4/_5$ des Durchmessers des grösseren Eies, d. h. das Volumen des grösseren Eies verhält sich zu demjenigen des kleineren wie 2,3 : 1,0.

Die Eigrössen entsprechen sehr genau den Kerngrössen der erzeugten Frösche.

Hierdurch, wie auch infolge der Messungen von Zellen anderer Gewebe habe ich die Überzeugung gewonnen, dass keine Ausgleichung der Zellgrösse zu einer für die Spezies konstanten Grösse während der Entwicklung stattgefunden hat.

Zu bemerken ist, dass die Kernplasmarelation in den grossen und kleinen Zellen ungefähr dieselbe bleibt.

Der Unterschied in der Zellgrösse der beiden Frösche steht oft in keinem Verhältnis zu ihrer Körpergrösse. Die Variationen in der Grösse der Frösche, welche unabhängig von der Zellgrösse vorkommen, werden in einem besonderen Teil behandelt werden.

2. Einfluss der Temperatur.

Variationen in der Temperatur haben einen sehr ausgesprochenen Einfluss auf die Entwicklung des Frosches.

Wie bekannt, geht die Entwicklung viel schneller in warmem Wasser vor sich, als in kaltem. Von einer 25° C. Kultur von Rana temporaria-Eiern erzielte ich am 5. Juni vollkommen metamorphosierte Frösche, während eine 10° C. Kultur, die aus Eiern desselben Geleges bestand, erst nach dem 10. August, also mehr als zwei Monate später, die ersten Fröschchen lieferte.

Eine andere Wirkung der Veränderungen in der Temperatur scheint eine Variation in der korrelativen Entwicklung gewisser Organe zu sein.

Das würde einen hochinteressanten Gegenstand zum Studium abgeben. Ich kann hier nur einige der auffallendsten Punkte anführen, die ich wahrgenommen habe.

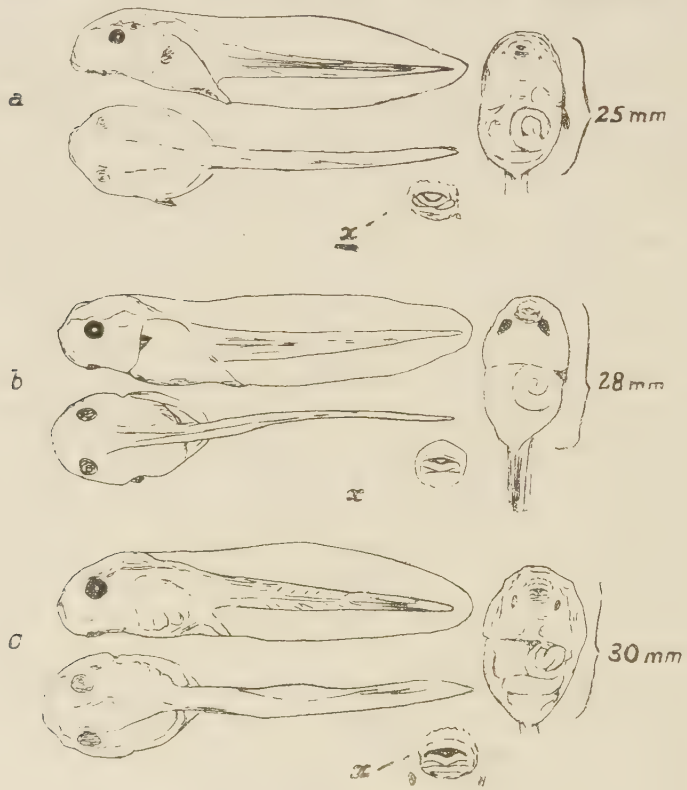
Zu allererst möchte ich erwähnen, dass die Kaulquappen von Rana esculenta bei 30° C. auf einem erheblich früheren Stadium ausschlüpfen als bei 10° C., ohne dass ihre Lebensenergie durch dieses frühere Ausschlüpfen herabgesetzt wäre. Dies liesse sich durch die Tatsache erklären, dass das wärmere Wasser die Eierschale erweicht so dass sie bald den Versuchen des Embryos, sie zu durchbrechen, nachgibt.

Jedoch hatte ich 10° C. Embryonen, welche durch zufälliges Reissen der Eierschale auf gleichem Stadium wie die Wärmelarven frei wurden. Sie lagen dann ganz regungslos auf dem Boden der Schale und viele davon starben. Obgleich der 10° C. Embryo äusserlich der lebhaften 30° C. Form gleicht, muss letzterer wegen seiner grösseren Muskelaktivität weiter entwickelt sein.

Bei der 30° C. Kaulquappe (Textfig. 4 a) sind, wenn die äusseren rechten Kiemen vollständig geschwunden, die linken aber noch gross sind und frei hervortreten, der hornige Schnabel und die äusseren Lippen des Mundes mit den sie umgebenden Papillen gut ausgebildet. Die Saugnäpfe sind zu zwei funktionslosen Narben an jeder Seite des Mundes rückgebildet und der Darm ist als spiralförmig gewundener Schlauch unter der durchsichtigen Bauchwand sichtbar.

Bei der 15° C. Kaulquappe kann man auch die Kiemenkammern durch die Haut sehen (Textfig. 4 b), die rechten und

linken äusseren Kiemen schwinden fast gleichzeitig. (Dies ist bei dem 10° C. Tier noch ausgesprochener.) Ein kleines Stück der äusseren Kieme bleibt sichtbar, nachdem die rechte geschwunden ist. In diesem Stadium beginnt der hornige Schnabel eben sich zu bilden; weder die äusseren Lippen noch die Papillen sind dann



Figur 4.

Kultur begonnen am 5. Juni mit frisch abgelegten Eiern. Ventral-, Dorsal- und Seitenansichten. x = Mund mit Lippen. a) Kaulquappe von der 30° C-Kultur am 10. Juni. (Kiemen nur noch auf der linken Seite, Mundsaugnäpfe rudimentär, Mundlippen gut geformt, Kiemenkammer, gewundener Darm und Leber durch die Haut sichtbar.) b) Kaulquappe von der 15° C-Kultur am 20. Juni. (Kiemen nur links, Mundsaugnäpfe hervorragend und noch funktionsfähig, Mundlippen beginnen sich zu bilden, Darm fängt an, sichtbar zu werden, auch viel Dotter vorhanden.) c) Kaulquappe von der 15° C-Kultur am 23. Juni. (Kiemen ganz verschwunden, Mundsaugnäpfe rudimentär, Mundlippen gut geformt, Kiemenkammer, gewundener Darm, Leber durch die Haut sichtbar.)

zu sehen und die Saugnäpfe sind noch gross und funktionieren. Der ein- oder zweimal um sich gewundene Darm ist kaum durch die Bauchwand erkennbar. Der Kopf ist nach vorne zu viel stärker gerundet als bei der 30° C. Kaulquappe. Auch in der Entwicklung der inneren Organisation scheinen Differenzen vorhanden zu sein.

Weitere Unterschiede, welche durch Differenzen in der Temperatur hervorgerufen werden, beziehen sich auf die Zellgrösse und vermöge derselben auf die Grösse des Tieres.

Diese Unterschiede wurden an einer Kultur einer Rana temporaria erzielt, von der die Eier nicht nach der Grösse sortiert worden waren. Mit den durch die Temperatur bedingten Unterschieden kombinieren sich daher die Unterschiede, welche auf verschiedene Eigrösse zurückgeführt werden müssen. Daher waren von Messungen der Zellgrösse keine exakten Resultate zu erwarten.

Ich habe daher im verflossenen Sommer die Untersuchung mit genau nach der Grösse sortierten Eiern von Rana esculenta neu aufgenommen. Diese Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen.

Immerhin ist der Einfluss der Temperatur stark genug, um es mir zu ermöglichen, die folgenden Resultate mit meinen Rana temporaria-Kulturen zu erzielen.

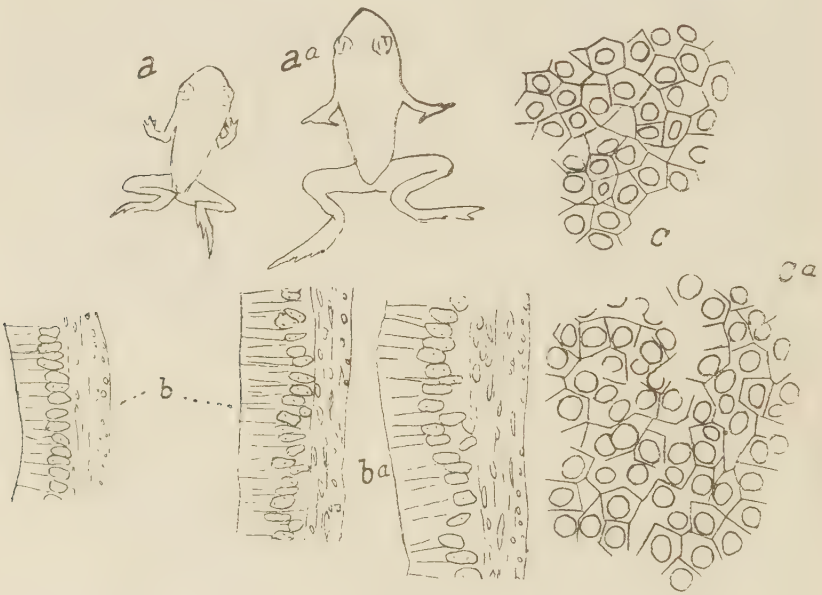
Wegen der Schwierigkeit, vergleichbare Stadien während der Entwicklung der Kaulquappe zu erlangen, habe ich frisch metamorphosierte Frösche zum Vergleich gewählt.

Am 17. April wurde ein Gelege von Rana temporaria in zwei Teile geteilt. Der eine Teil wurde in Wasser bei einer konstanten Temperatur von 25° C. gehalten, der andere Teil in einem Wasser von 10°—12° C. Vom 5.—15. Juni erhielt ich fünfundzwanzig neu metamorphosierte Frösche von der 25° C. Kultur. Vierzehn Kaulquappen von der 10° C. Kultur metamorphosierten in der Zeit vom 10.—20. August.

Die Frösche aus 25° C. hatten eine Mittelgrösse von 11,0 mm Länge und 6,5 mm Breite des Körpers. Jene aus 10° C. zeigten 15,0 × 8,0 mm. 'A' und A a in Textfigur 2 dienen zum Vergleich der Mittelgrösse der Frösche an hoher und niederer Temperatur.

Dass die bedeutendere Grösse des 10° C. Frosches mit einer bedeutenderen Grösse seiner Zellen verbunden ist, wird durch die Querschnitte durch Rektum und Epidermis in Figg. b, ba, c und ca (Textfig. 5) bewiesen werden.

Was die Kernplasma-Relation in den beiden Temperaturen betrifft, scheint an ihr eine Verschiebung zugunsten des Kerns in den Zellen des Kälte-Frosches einzutreten. Dies ist zu sehen im Flächenschnitt der Epidermis in c und ca.



Figur 5.

Einfluss der Wärme.

a Rana temporaria in 25° C. gezüchtet (16. April bis 5. Juni).

aa Rana temporaria in 10° C. gezüchtet (16. April bis 14. August).

b Querschnitt durch die Rectumwand eines in 25° C. gezüchteten Rana temporaria.

ba Querschnitt durch die Rectumwand eines in 10° C. gezüchteten Rana temporaria.

c Flächenschnitt der Epidermis des hinteren Beines eines in 25° C. gezüchteten Rana temp.

ca Flächenschnitt der Epidermis des hinteren Beines eines in 10° C. gezüchteten Rana temp.

(b, ba, c, ca mit Leitz Obj. 2, Ok. 2, Zeiss Camera lucida gezeichnet.)

Alle benutzten Frösche sind eben metamorphosierte.

3. Andere Einflüsse, welche eine Störung in der Grösse und in der Entwicklungsgeschwindigkeit hervorrufen.

Gewisse verzögernde Einflüsse, die uns nicht bekannt sind, verursachen oft eine bedeutende Verschiedenheit im Wachstum einer Kultur. Mag man noch so sehr bemüht sein, alle Eier von gleicher Grösse zu wählen, konstante Temperatur zu erhalten, alle Kaulquappen gut zu ernähren, und Überfüllung der Kultur zu vermeiden, es hindert das alles nicht, dass in derselben Kultur grosse und kleine Kaulquappen und Kaulquappen auf verschiedenen Entwicklungsstadien nebeneinander vorkommen.

Von den fünf gleichgrossen Eierkulturen, welche ich in einer Temperatur von 30° C. zog, war die Entwicklung sichtlich gleichmässig. Die schnellere Entwicklung bei einer höheren Temperatur scheint bis zu einem gewissen Grad zu verhindern, dass die verzögernden Einflüsse, welche bemerkenswerte Verschiedenheiten in den Zimmer- und Kältekulturen hervorrufen, zur Geltung gelangen. Um es zu ermöglichen, dass die Kaulquappen drei Monate lang in den Zimmerkulturen leben, bevor sich die Metamorphose bei ihnen vollzieht, ist eine beträchtlich grössere Lebensfähigkeit erforderlich, als bei denen in 30° C., welche den ganzen Entwicklungsprozess so rasch durchmachen, dass sie innerhalb von 30 Tagen nach der Ablaichung zu vollkommen metamorphosierten Fröschen werden.

Prof. R. Hertwig hat bewiesen, dass Spermatozoen von verschiedenen Graden von Vitalität einen ausgesprochenen Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit des befruchteten Eies und die Vitalität der erzielten Kaulquappen haben.

Es ist wahrscheinlich, dass unter den Spermatazoen desselben Männchens, wie auch unter den Eiern desselben Weibchens die einen geringere Lebensfähigkeit besitzen als die anderen. Daher auch die Verschiedenheiten in der Entwicklung in ein und derselben Kultur.

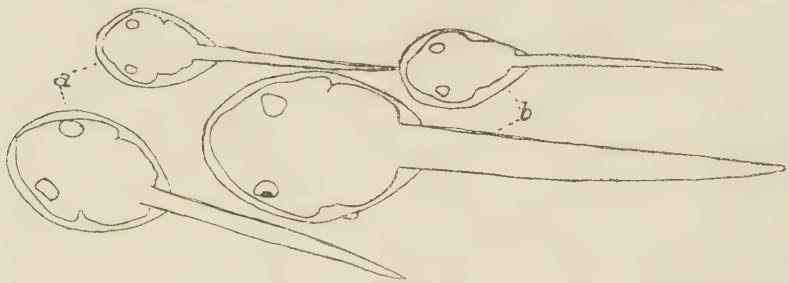
Soweit ich es beurteilen konnte, machen sich die verzögernden Einflüsse erst dann geltend, wenn die Kaulquappen zu fressen anfangen. Normale Embryonen von denselben Eltern und aus gleichgrossen Eiern bleiben ungefähr in derselben Grösse, solange sie sich auf Kosten des Eidotters entwickeln. Später jedoch,

wenn die Aufnahme von Nahrung von aussen beginnt, kommen Variationen in Grösse und Verzögerungen in der Entwicklung vor.

Manche Larven bleiben an Grösse weit hinter ihren Geschwistern zurück, bei anderen steigert sich die Wachstumshemmung so sehr, dass die Kaulquappen überhaupt nicht mehr wachsen und schliesslich sterben nach längerer oder kürzerer Zeit. Dies war der Fall bei drei Kaulquappen in einer meiner Kulturen, deren Eier sämtlich von gleicher Grösse waren.

Textfig. 6 gibt die Umrisse einer Zwerg- und einer normalen Kaulquappe, die zweimal und zwar in einem Zwischenraum von fünf Tagen gezeichnet wurden.

Aus den Umrissen kann man ersehen, dass, während die normale Kaulquappe zu wachsen fortfuhr, die Zwergkaulquappe



Figur 6

a Normal- und Zwerg-Kaulquappe am 20. Juni
b „ „ „ „ „ 25. „

ungefähr dieselbe Grösse beibehielt. Letztere starb bald danach, ohne sich weiter zu entwickeln.

Ich tötete eine normale und eine Zwergkaulquappe gleichzeitig und machte von beiden Schnitte.

Ich habe bisher noch keine Gelegenheit gehabt, die histologischen Unterschiede zu studieren. Was mich am meisten interessierte, war die bemerkenswerte Tatsache, dass die Zellen der Zwerg- und Normalformen ungefähr gleichgross sind.

Die in Textfig. 7 gegebenen Zeichnungen der beiden Formen A und Aa zeigen, wie sie in ihrem Entwicklungsgrad im wesentlichen übereinstimmen. Der hornige Schnabel, die äusseren Lippen und die sie umgebenden Papillen sind bei beiden gut ausgebildet. Die Hautpigmentierung ist sehr ähnlich. Das Herz mit den geräumigen Kiemenkammern, der gewundene Darm, die Leber

sind alle deutlich durch die hochgradig durchsichtige, schwach pigmentierte Haut der Bauchwand zu sehen. Auch im inneren Bau herrscht die gleiche Übereinstimmung.

Wir sind geneigt anzunehmen, dass diese Kaulquappen, da sie aus gleichgrossen Eiern ausgeschlüpft sind, aus gleichgrossen Zellen bestehen. Dass dies wahr ist, ist aus den Umrissen der

Figur 7.

A, Aa verschieden grosse Kaulquappen (Rana esculenta) desselben Alters und aus gleichgrossen Eiern entstanden. B = Blutkörperchen der Kaulquappe A. Ba = Blutkörperchen der Kaulquappe Aa.

Blutkörperchen in den Textfiguren zu sehen, B der Zwergkaulquappe. Ba der grösseren normalen Kaulquappe. Die Zellen haben augenscheinlich ihre Vermehrungsfähigkeit eingebüsst. Aber die Differenzierung ist wie bei den normalen Larven vor sich gegangen. Das Produkt ist ein zwergartiges, das in demselben Entwicklungsstadium ist und gleichgrosse Zellen wie seine grösseren Geschwister besitzt.

Von grossem Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit ist die Zahl von Kaulquappen in der Kultur. Wenn man in gleichgrossen Schalen das eine Mal zwei, das andere Mal zehn Kaulquappen aufzieht, bleiben die letzteren weit hinter den ersteren an Grösse zurück. Auch die Grösse wird in dieser Weise beeinflusst. Tabelle 5 erläutert dies. Am Anfang jeder Reihe ist der Name der Kultur angegeben, sowie das Datum, wann die Eier der Kultur abgelegt worden sind, zugleich mit der Eigrösse und der Zahl der Kaulquappen in der Kultur.

Tabelle 5.

Metamorphosierungszeit von vier Froschkulturen.

I	II	III	IV
Abgelaicht 14. Mai. Eigrösse durchschn. 1,65 mm. 60 Tiere.	Abgelaicht 30. Mai. Eigrösse 1.4 mm. 34 Tiere.	Abgelaicht 5. Juni. Eigrösse 1,4 mm. 11 Tiere.	Abgelaicht 3. Juni. Eigrösse 1,3 mm. 3 Tiere.
3. Juni 18½ × 9 mm	4. Juni 17½ × 8 mm 19 × 9 mm	3. Juni 21 × 11 mm 21½ × 11 mm	3. Juni 23½ × 11 mm
4. Juni 19 × 9 mm	6. Juni 18 × 8½ mm 18 × 9 mm 19½ × 9½ mm	4. Juni 21 × 11 mm 21 3 × 11 mm	6. Juni 23½ × 11 mm
9. Juni 19 × 9 mm	8. Juni 17½ × 8 mm 19 × 9 mm 19 × 9 mm 19 × 9½ mm	6. Juni 22 × 10 mm 22 × 10 mm	
10. Juni 18 × 9 mm 18 × 9 mm	9. Juni 18½ × 9 mm 19 × 10 mm 20 × 10 mm	7. Juni 21 × 10 mm 20 × 9½ mm 21 × 10 mm	9. Juni 22 × 10 mm
11. Juni 18 × 9 mm 17½ × 9 mm 18 × 9 mm 18½ × 9 mm	10. Juni 19 × 10 mm		
	12. Juni 20 × 10 mm 20½ × 9½ mm 18 × 8 mm		

In jeder Reihe ist die Millimetergrösse der eben metamorphosierten Frösche angegeben. Bei jeder Messung gibt die grössere Ziffer die Länge des Frosches an und zwar von der Spitze der Schnauze bis zum Anus, und die kleinere Ziffer die Schulterbreite.

Je weniger Kaulquappen in einer Kultur waren, um so grösser waren die Frösche, die sich aus ihnen entwickelten. Die Frösche die aus der überfüllten Kultur I von 60 Kaulquappen hervorgingen, waren kleiner als diejenigen, welche sich aus Kultur II mit 34 Kaulquappen entwickelten. Ganz auffallend kleiner waren sie, als die Frösche aus Kultur III mit elf Kaulquappen und im Vergleich mit denen aus der nur drei Kaulquappen enthaltenden Kultur IV erschienen sie ganz zwerghaft.

Eine andere interessante Tatsache, welche durch Tabelle 5 erläutert wird, ist die, dass der Einfluss der bedeutenderen Eigrösse auf die Körpergrösse durch die Überhäufung der Kulturen beeinträchtigt und aufgehoben wird. So stammten z. B. die kleinen Frösche der überfüllten Kultur I von Eiern, die im Mittel einen Durchmesser von 1,65 mm besassen, während andererseits die Riesenfrösche der Kultur IV sich von Eiern mit dem mittleren Durchmesser 1,25 mm herleiteten.

Da die Kulturen II, III und IV aus Eiern bestanden, welche innerhalb jeder Kultur gleichgross waren, so habe ich die Zellgrösse der Frösche aus den Kulturen II und IV miteinander verglichen.

Die Figg. A, Aa, B und Ba (Textfig. 8) geben die Kerngrösse der Rektumwand und der Epidermis eines 19 × 9 mm Frosches der Kultur II an, im Vergleich mit denjenigen eines 23 × 11 mm Frosches der Kultur IV. Der Einfluss, welcher die geringere Grösse des Frosches der Kultur II verursacht, hat nicht auf die Zellgrösse gewirkt. Die Kulturen II und IV sind aus fast gleichgrossen Eiern entstanden und darauf ist auch die Gleichheit der Kerngrösse und daher der Zellgrösse zurückzuführen.

Es ist interessant, den Unterschied in der Dicke der Epidermis des kleinen Frosches (Fig. B) und derjenigen des grossen Frosches (Fig. Ba) zu beobachten. Beide sind obwohl von verschiedenen Eltern doch von fast gleichgrossen Eiern entstanden.

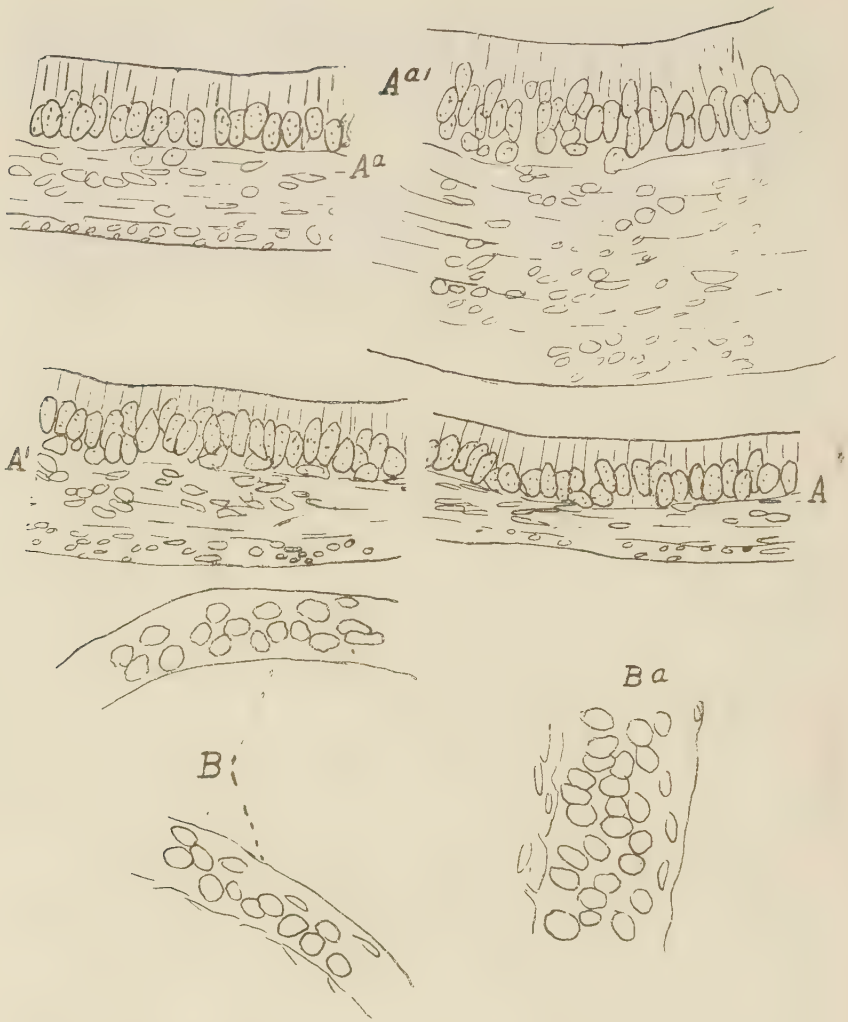


Fig. 8.

A Querschnitt durch die Rectumwand eines eben metamorphosierten Frosches (Rana esculenta) aus einem Ei 1,45 mm im Durchmesser.

Aa Querschnitt durch die Rectumwand eines Frosches (Rana esculenta) aus einem Ei 1,90 mm im Durchmesser.

B Querschnitt durch die Epidermis (Daumen) eines kleinen Frosches (Rana esculenta) aus einem Ei 1,90 mm im Durchmesser.

Ba Querschnitt durch die Epidermis (Daumen) eines grossen Frosches Rana esculenta) aus einem Ei 1,90 mm im Durchmesser.

Alle benutzten Frösche sind eben metamorphosiert.

Alle Figuren mit Ausnahme von Fig. 1, 1a und 4, 4a sind mit Leitz Obj. 2, Ok. 2, Zeiss Camera lucida gezeichnet.

Man kann leicht ersehen, dass der Unterschied in der Dicke hier von der Zahl der Zellen und nicht von deren Grösse abhängt.

Was die einschichtige Zellwand des Rektums betrifft, so sind die Epithelzellen des kleineren Frosches (Figg. A und A′) platt; diejenigen des grösseren (Figg. A a und A a′) sind höher, sodass die Epithelwand bei dem grösseren Frosch dicker erscheint, als diejenige des kleineren Frosches. Wenn wir die Figg. A und A a vergleichen, so erscheinen die Kerne (Fig. A a) des grösseren Frosches grösser als diejenigen des kleineren in Fig. A. Schräge Schnitte der Rektumwand (Figg. A′, A a′) zeigen jedoch, dass die Kerne des kleineren Frosches gleichgross wie die des grösseren Frosches sind.

In den platten Zellen des kleineren Frosches liegen die länglich ovalen Kerne mehr oder minder schräg gegen die freie Oberfläche der Zelle, sodass sie in einem Querschnitt des Epithels kleiner erscheinen, als sie in Wirklichkeit sind.

3a. Hat die Überreife der Eier einen Einfluss auf die Eigrösse?

Das Weibchen, dessen Laich ich benutzt hatte, um an sortierten Eiern den Einfluss der Eigrösse auf die Larvenentwicklung zu studieren, wurde vom Männchen getrennt, bevor es seinen gesamten Laich abgesetzt hatte. Drei Tage darauf wurde es zugleich mit dem Männchen getötet und die Eier aus dem Uterus herausgenommen und künstlich befruchtet. Unter diesen Eiern fand ich eine im Verhältnis überraschend grosse Menge von Rieseneiern, wobei die Mittelgrösse des Eies diejenige überstieg, welche ein paar Tage vorher an normalgelegten gefunden worden war. So ausnahmsweise kleine Eier wie in dem vor drei Tagen normal abgelegten Laich wurden unter den überreifen Eiern nicht gefunden. Hat die Überreife eine Tendenz, die Grösse des Eies zu vermehren? Wahrscheinlich ist die Differenz in der Grösse lediglich auf die Aufnahme von Wasser zurückzuführen. Jedoch erscheinen die Zellen in einem Querschnitt einer Kaulquappe aus einem überreifen Ei grösser als die einer normalen Kaulquappe im selben Entwicklungsstadium.

Ich habe dies nicht verfolgen können und bin daher zu keinen endgültigen Resultaten gelangt.

Nach R. Hertwig (07) scheint die Grösse der jungen Fröschchen zur Zeit der Metamorphose von dem Reifungsgrad der Eier abzuhängen. Hertwig schreibt: „Bei der aus dem Jahre 1906 stammenden Kultur sind die jungen Fröschchen der Normalkultur erheblich kleiner als die aus stark überreifen Eiern gezogenen Tiere."

4. Ein von Rabl angeführter Fall von Variation in der Zellgrösse.

C. Rabl (97) hat in seiner Arbeit über die Entwicklung der Augenlinse verschiedene Zeichnungen des Tritonauges gemacht,

Figur 9.

Entwicklung der Linse eines Tritonauges. (Von C. Rabl: Über den Bau und die Entwicklung der Linse. I, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 63, Taf. XXX.) Alle bei 215facher Vergr. (Zifferbezeichnungen nach Rabl.)

welche in enge Beziehung zu meinen eigenen Experimenten gebracht werden zu können scheinen. Ich habe einige von seinen Figuren in Textfig. 9 skizziert, um die verschiedene Grösse der sich entwickelnden Linse zu zeigen.

Darüber sagt Rabl selbst (S. 529): „Jeder, der die Figuren der Taf. XXX, die sämtlich bei der gleichen Vergrösserung ge-

zeichnet sind, aufmerksam betrachtet, wird die Beobachtung machen, dass das Auge im Stadium der Fig. 2 kleiner ist als im Stadium der Fig. 1, dann aber auch in dem der Fig. 4 kleiner als in dem der Fig. 3, ja selbst kleiner als in dem der Figg. 1 und 2, in dem der Fig. 7 endlich kleiner als in dem der Fig. 6. Und doch kann es nicht einen Augenblick zweifelhaft sein, dass das Auge im Stadium der Fig. 4 weiter entwickelt ist, als in den Stadien der Figg. 1—3, oder im Stadium der Fig. 7 weiter als in dem der Fig. 6. Da nun von vornherein nicht die Möglichkeit auszuschliessen war, dass das Auge bei einem im übrigen weniger weit entwickelten Embryo besser ausgebildet sein konnte, als bei einem weiter entwickelten und umgekehrt, so habe ich auch die übrigen Organisationsverhältnisse, vor allem die Ausbildung der anderen Sinnesorgane, in Betracht gezogen. Dabei hat sich aber gezeigt, dass eine solche Annahme durchaus unstatthaft war, dass also der Embryo der Fig. 4 auch in seinen übrigen Organisationsverhältnissen weiter entwickelt war als die Embryonen der Figg. 1—3. Es war nun aber noch an die weitere Möglichkeit zu denken, dass in späteren Stadien zwar das Auge kleiner, aber der Gesamtquerschnitt des Kopfes doch grösser sein könnte, als bei jüngeren Embryonen. Ich habe daher allen Embryonen die Höhe und Breite des Querschnittes durch den Kopf gemessen; diese Messungen haben gezeigt, dass bei Embryonen mit kleinerem, aber weiter ausgebildetem Auge auch der ganze Kopf kleiner, bei Embryonen mit grossem, aber weniger weit entwickeltem Auge auch der ganze Kopf grösser war. Daraus geht mit aller Sicherheit hervor, dass die Grösse eines Embryo noch keinen sicheren Maßstab für das Alter, richtiger, für die Organisationshöhe desselben abgibt. Es kann vielmehr ein kleiner Embryo weiter entwickelt sein, als ein grosser."

Jede Zeichnung stammt natürlich von einem anderen Embryo. Wenn also die Zellen in einer gegebenen Spezies konstant in der Grösse sind, sollten sie in jeder Form in ungefähr demselben Grad allmählich an Grösse abnehmen, oder — wie wir auch annehmen können —, zunehmen. Rabls Zeichnungen sollten nicht die überraschende Tatsache zeigen, dass in weiter vorgeschrittenen Stadien die Kerne manchmal grösser uud manchmal kleiner als diejenigen früherer Stadien sind. Sehen wir uns die Textfig. 9 an. In Fig. 8 sind die Kerne ausgesprochen grösser

als in Fig. 7, welche ein jüngeres und Fig. 9, welche ein älteres Stadium darstellt. Diese Verschiedenheit in den Kerngrössen kann nicht durch das verschiedene Alter bedingt sein. Denn würde mit dem Alter die Kerngrösse zunehmen, so wäre die geringe Kerngrösse der Fig. 9 unverständlich. Würde umgekehrt eine Verkleinerung eintreten, so wäre unverständlich, dass die Kerne der Fig. 7 kleiner sind als in Fig. 8. Zu dem gleichen Resultat kommen wir, wenn wir die Zellgrösse der Linse Fig. 2 mit denen der weiter entwickelten Linse Fig. 3 vergleichen.

Wir müssen zugeben, dass ausgesprochene Variationen in der Zellgrösse existieren, d. h. Formen mit verschieden grossen Zellen während der gleichen Stadien.

Rabl erwähnt auch noch (S. 530): „Ein Vergleich der Figg. 1 und 4 lehrt ohne weiteres, dass die Zellenzahl bei den weiter entwickelten Embryonen keineswegs grösser zu sein braucht, als bei den weniger entwickelten; ja sie kann sogar etwas kleiner sein. Es kann also ein kleiner Embryo weiter entwickelt sein als ein grosser, und doch kann seine Zellenzahl eine geringere sein. Diese Tatsache ist von höchstem Interesse und regt zu weiterem Nachdenken an. Wir waren immer gewohnt, anzunehmen, dass gleichgrosse Embryonen auch gleichweit entwickelt sind und dass gleichweit entwickelte Embryonen auch ungefähr die gleiche Zahl von Zellen haben und nun sehen wir, dass die Tatsachen diese Annahme durchaus nicht rechtfertigen. Wie diese Tatsachen zu verstehen sind, ist freilich schwer zu sagen. Gewiss wird man anerkennen dürfen, dass kleinere Embryonen sich aus kleineren Eiern entwickelt haben, aber diese Annahme erklärt nicht die Tatsache, dass weiter entwickelte Embryonen nicht notwendig mehr Zellen zu haben brauchen, als weniger weit entwickelte."

Dies kann vielleicht durch meine Beobachtungen über die Entwicklung des Frosches erklärt werden. Die zwei Kaulquappen der Textfig. 6 (S. 638) aus gleichgrossen Eiern und im selben Entwicklungsstadium wurden durch eine Entwicklungshemmung verschieden gross. Jedoch besassen sie Zellen von gleicher Grösse. Wenn nun die kleinere Kaulquappe älter wäre und daher der grösseren Kaulquappe in der Entwicklung voraus war, dann würde die kleinere weiter entwickelte Kaulquappe weniger Zellen besitzen, als die grössere, nicht so weit entwickelte.

III. Zusammenfassung der aus den Experimenten sich ergebenden Resultate.

1. Variation in der Eigrösse.

α) Bestimmt man die Durchschnittsgrösse der Eier für verschiedene Gelege, so können dieselben beim Frosch im Verhältnis von 1 : 3 differieren.

β) Es besteht kein Zusammenhang zwischen der Grösse der Eier und der Temperatur des Ortes, von dem die Frösche geholt werden.

γ) Auch zwischen Eiern desselben Geleges können bedeutende Unterschiede bestehen; dieselben können sich ebenfalls wie 1 : 3 verhalten.

δ) Es besteht keine Beziehung zwischen der Grösse der Eltern und der Grösse der Eier ihres Geleges.

a) Einfluss der Eigrösse auf die Geschwindigkeit der Entwicklung.

α) In den Furchungs- und Gastrulastadien zeigen die kleinen Eier die Tendenz, sich weniger schnell zu entwickeln, als die grösseren Eier. Später aber werden die Verschiedenheiten in der Entwicklung ausgeglichen und die aus grossen und kleinen Eiern stammenden Kaulquappen schlüpfen zur selben Zeit aus (Tabelle 1, Seite 619).

β) Erst wenn sie zu fressen beginnen, entwickeln sich die aus den Rieseneiern entstandenen Kaulquappen schneller, als die aus den Zwergeiern (Tab. 1, S. 619).

γ) Übermässige Anhäufung von Larven verzögert die Entwicklung und kann daher dem Einfluss der Eigrösse entgegenwirken (Tab. 1).

b) Einfluss der Eigrösse auf die Entwicklung bei höherer und niederer Temperatur.

α) Die aus den grössten Eiern bestehenden Gelege können höheren Temperaturen besser widerstehen als solche, die aus kleineren Eiern bestehen (Tab. 2, S. 624).

β) Es scheint für das Abweichen von der Mittelgrösse unter den Eiern derselben Eltern eine gewisse Grenze zu bestehen. Wird die Grenze nach unten überschritten, so bleiben die Eier bald in ihrer Entwicklung stehen (Tab. 3, S. 625).

c) **Einfluss der Eigrösse auf die Grösse der Kaulquappe und des Frosches.**

Die Kaulquappen stehen auf den frühesten Stadien der Entwicklung im gleichen Grössenverhältnis zueinander, wie die Eier, aus denen sie sich entwickelt haben. Später vermindern sich die Differenzen, bleiben aber immerhin noch beträchtlich (Textfig. 2 u. Tab. 4, S. 627 u. 628).

d) **Einfluss der Eigrösse auf die Zellgrösse.**

α) Die Eigrösse hat einen bestimmten Einfluss auf die Zellgrösse der Larve. Die Kaulquappen und Frösche, die aus kleineren Eiern stammen, haben kleinere Zellen als diejenigen aus grösseren Eiern.

β) Die Kern- und Zellgrösse verschiedener Froschindividuen verhalten sich zueinander wie die Grösse der Eier, aus denen die betreffenden Frösche stammen.

γ) Während der Entwicklung findet kein Ausgleich der Zellgrösse zu einer für die Spezies konstanten Grösse statt.

δ) Die Kernplasma-Relation ist in grosszelligen und kleinzelligen Tieren ungefähr dieselbe (Textfig. 3, S. 630—631).

2. Einfluss der Temperatur.

α) Veränderung in der Temperatur scheint eine Veränderung in der korrelativen Entwicklung gewisser Organe zu verursachen.

β) Ebenso wird die Zellgrösse von der Temperatur beeinflusst.

γ) Die bedeutendere Grösse eines bei 10° C. gezüchteten Frosches im Vergleich zu einem bei 25° C. gezüchteten ist die Folge der bedeutenderen Grösse seiner Zellen.

δ) Eine Verschiebung der Kernplasma-Relation zugunsten des Kernes tritt in den Zellen des Kältefrosches ein.

3. Andere Einflüsse, welche eine Störung in der Grösse und in der Entwicklungsgeschwindigkeit hervorrufen.

α) Es gibt konstitutionelle Unterschiede in den Eiern, welche in der Grösse nicht zum Ausdruck kommen, gleichwohl aber auf Grösse und Entwicklungsgeschwindigkeit der Larve einen Einfluss ausüben.

β) Diese Unterschiede kommen bei Wärmekulturen weniger zum Ausdruck, offenbar weil die mit höherer Temperatur ver-

bundene Entwicklungsbeschleunigung es verhindert, dass die konstitutionellen Unterschiede ihren Einfluss ausüben.

γ) Die Grösse der Frösche und deren Zahl in einer Kultur stehen in umgekehrtem Verhältnis zueinander (Tab. 5, S. 640).

δ) Die Zellgrösse bleibt dagegen unverändert.

ε) Die Zellen von Kaulquappen aus überreifen Eiern scheinen grösser zu sein als die Zellen von Kaulquappen aus normal reifen Eiern in demselben Entwicklungsstadium.

IV. Schlussfolgerungen.

1. Ein Versuch, die verschiedene Grösse der Eier zu erklären.

Das folgende zitiere ich nach Morgan:

„The dwarf eggs appear to be eggs which have not quite reached maturity. Their pigment is not so deep, not so extensively developed, as it is in the large eggs. It seems to be probable that these eggs correspond to the small eggs of the ovary that have become accidentally set free, possibly because they were large enough to ‚ripen' at the time when this process occurred in the ordinary eggs."

Meine Zwergeier waren ebenso klein im Vergleich zu der mittleren Eigrösse, wie diejenigen von Morgan, aber sie waren genau so dunkel pigmentiert wie die normal grossen Eier. Abgesehen von denen, die nur ein Viertel oder weniger des Volumens der mittelgrossen Eier hatten, war die Entwicklung in allen normal, und bei den grossen und den kleinen Eiern auch gleich rasch.

Diese Tatsachen machen es wahrscheinlich, dass die grossen und die kleinen Eier gleichreif waren und dass dieselbe Kernplasmarelation in den grossen wie den kleinen bestand.

Man könnte nun annehmen, dass die variierende Grösse der Eier lediglich durch die variierende Menge des in ihnen enthaltenen Dottermaterials hervorgerufen ist.

Wir wissen aber, dass die Menge des Dotters auf die Schnelligkeit der Entwicklung Einfluss hat.

Da wir nun aber gesehen haben, dass die grossen und kleinen Eier sich gleichgut und gleichrasch entwickeln (s. Tabelle 1) und der in ihnen enthaltene Dotter bei beiden zu gleicher Zeit aufgebraucht ist, so kann der Unterschied in der Grösse nicht durch die Dottermenge bedingt sein.

Andererseits könnten wir ungleiche Teilung des Kernes während der Karyokinese der Ureizellen für die verschiedenen Eigrössen verantwortlich machen, indem grosse Kerne grosse Eier, kleine Kerne kleine Eier bedingten. Fälle von ungleicher Kernteilung sind in der Tat von den Protozoen bekannt. Popoff (08) hat öfters die Kerne von Stylonychia, Frontonia etc. in ungleiche Teile zerfallen gesehen und in Anschluss daran beobachtet, dass die nachfolgende Teilung des Tieres zwei ungleich grosse Tochtertiere hervorbringt.

Eine dritte Erklärung wäre es, wenn wir bei gleicher Grösse der Kerne eine gewisse Hemmung im Wachstum der Ovocyte während der Wachstumsperiode annehmen. Dann müsste die Menge des Plasmas, welche kleiner ist als normal, eine entsprechende Verkleinerung des Kernes hervorrufen.

Dass ein derartig regulierender Einfluss der Menge des Protoplasmas auf die Kerngrösse vorkommt, hat Morgan (01) wahrscheinlich gemacht; er fand in dem Zweizellen-Stadium eines befruchteten Seeigelei-Bruchstücks, dass der neue Kern in jeder Blastomere kleiner war als der Kern von einer der zwei ersten Blastomeren des normal befruchteten Eies.

2. Kernplasma-Relation und Spannung.

Der Fall in Tabelle 3 (Seite 625) kann angesehen werden als eine Unterstützung für die Annahme einer Kernplasma-Relation im Sinne R. Hertwigs.

Ich will den Fall zuerst nur kurz skizieren. Tabelle 3 zeigt die Entwicklungsfähigkeit der verschieden grossen Eier aus demselben Gelege. Die kleinsten Eier von 1,05 mm im Durchmesser starben auf sehr frühen Entwicklungsstadien. Eier mit einem Durchmesser von 1,15 mm entwickelten sich etwas besser, indem einige ausschlüpfen konnten, am besten aber entwickelten sich die grössten Eier.

Nach R. Hertwig tritt Zellteilung ein, wenn ein bestimmtes Missverhältnis zwischen der Masse von Kern und Plasma eintritt.

Diese Kernplasmaspannung wird durch das raschere Wachstum des Plasmas im Verhältnis zu dem des Kerns hervorgerufen. Wenn die Spannung eine bestimmte Höhe erreicht hat, teilt sich die Zelle. Um diese Zeit ist das Plasma auf das Doppelte seiner ursprünglichen Masse angewachsen. In dem Augenblick der Zell-

teilung fängt seinerseits der Kern an, rasch zu wachsen (Teilungswachstum des Kernes).

Wenn die Teilung vollendet ist, haben wir zwei Tochterzellen, in denen die zwei Kerne zusammen ungefähr doppelt so gross sind wie der Mutterkern. Da während der Teilung das gesamte Plasma in der gleichen Menge bleibt, ist damit die normale Kernplasmarelation wiederhergestellt.

Bei den Protozoen kann man durch Beobachtung sich überzeugen, dass diese Spannung durch Assimilierung der Nahrung erzeugt wird. Sie kann aber auch durch andere unerkannte Ursachen hervorgerufen werden.

Auch die Teilung des Metazoon-Eies wird in derselben Weise erklärt. Das enorme Missverhältnis zwischen Kern- und Plasmamasse wird während der Wachstumsperiode erzeugt. Das Spermatozoon bewirkt, dass das Ei die normale Kernplasmarelation wiederherzustellen trachtet. Dies geschieht durch eine lange Reihe rasch aufeinander folgender Teilungen.

Nach jeder Teilung wächst der Kern, aber nicht das Plasma. In dieser Weise wird die Spannung allmählich vermindert, bis sie überhaupt verschwindet. Der Entwicklungsprozess kann jetzt nur dann fortschreiten, wenn das Zellplasma wächst, um die zu weiterer Teilung erforderliche Spannung zu erzeugen.

Wie sehr im Ei das Verhältnis von Kern und Plasma zugunsten des Plasmas verschoben ist, zeigen die Versuche von Roux. Wenn er einen Teil des Cytoplasmas eines ungefurchten Froscheies entfernte, so teilte sich das Ei doch in einigen Fällen, und konnte sich zu einem normalen Embryo entwickeln. Die wenigen Fälle, in denen ihm dies gelang, waren sehr wahrscheinlich solche, bei denen die zur Teilung notwendige Spannung im Ei nicht gestört war.

Kernhaltige Bruchstücke der Seeigeleier können normal befruchtet werden. Wenn die Bruchstücke gross genug sind, so werden Gastrulae oder sogar Plutei gebildet. Nur diejenigen Eibruchstücke sind entwicklungsfähig, welche die nötige Spannung enthalten. Je grösser der erhalten gebliebene Plasmarest ist, desto grösser ist die dadurch hervorgerufene Spannung und desto weiter entwickelt sich das Ei.

Es ist interessant, was Morgan zu dieser Frage zu sagen hat: „In a blastomere the number of its divisions appear to be regulated by a size-relation between the nucleus and the protoplasm around

it. Both the nuclei and the cells become smaller as cleavage proceeds but the cells are reduced in size proportionately faster than the nuclei. At last a stage is reached when a certain fixed relation of size is attained when further division for this stage of the development comes slowly to an end. The smaller the nucleated fragment is the less number of times does it divide until the same relation is established.

Die kleinsten Eier meiner Kultur waren (s. Tabelle 3, S. 625) nur bis zu einer sehr niedrigen Stufe fähig sich zu entwickeln. Mangel an Ernährung kann nicht die Ursache sein, weil Schnitte durch sterbende Neurulae noch das Vorhandensein von viel Dotter zeigen.

Ich möchte darauf hindeuten, dass diese ausserordentlich kleinen Eier Kerne hatten, die im Vergleich zu der Plasmamenge viel grösser waren als normal. Die verminderte Kernplasmaspannung verhindert ihre Entwicklung. Und auch wo dieselbe ein wenig fortschritt, war sie durch die verminderte Spannung verlangsamt. Eine bedeutsame Tatsache ist das folgende: die Sterblichkeit unter den kleinsten Eiern von einem Gelege ist gross im Vergleich mit der der grössten Eier. Je grösser die Eier sind, desto grösser wird die Spannung und desto besser können sie sich entwickeln (s. Tabelle 3). Jedoch kann die geringere Sterblichkeit der grösseren Eier zum Teil wenigstens durch die Tatsache erklärt werden, dass sie von dem Mittelwert weniger abweichen, als die kleineren Eier.

3. Variation in der Zellgrösse unter natürlichen Bedingungen.

Die Tatsachen, dass Embryonen von isolierten Blastomeren gleichgrosse Zellen wie Embryonen von ganzen Eiern besitzen, und dass Stücke von Hydren zu ganzen, vielleicht kleineren Hydren sich regenerieren, die aber immer die ursprüngliche Zellgrösse zeigen, sind keine Beweise, dass die Zellgrösse bei einer bestimmten Spezies konstant ist.

Sie sind eher nur Beweise für die Konstanz der Zellgrösse in einem und demselben Individuum. Alle Teile eines Eies, sie mögen getrennt oder vereinigt geblieben sein, besitzen die vom Ei überkommene Fähigkeit (vielleicht durch die Spannung im Ei) zu Zellen einer konstanten Grösse sich zu entwickeln.

Es ist die ursprüngliche Grösse des Eies, welche die schliessliche Zellgrösse bestimmt.

Dies haben wir aus meinen Experimenten ersehen.

Grosse Eier produzieren grosse Zellen und streben dahin, Riesen zu erzeugen. Kleine Eier geben kleinen Zellen den Ursprung und haben die Neigung, Zwerge aus sich hervorgehen zu lassen.

Jedoch treten einige unbekannte Momente auf, welche die Vermehrung der Zellen beeinflussen, aber nicht die Grösse.

So haben oft kleine Eier in den Kulturen grosse Frösche mit kleinen Zellen aber gesteigerter Zellzahl, und grosse Eier oft kleine Frösche mit grösseren und verminderter Zellzahl geliefert.

In derselben Temperatur können wir daher Riesen von zweierlei Art haben: solche die schon an der ursprünglichen Grösse des Eies und der sie zusammensetzenden grossen Zellen als Riesen kenntlich waren, und solche, die aus einem kleinen Ei durch ausserordentlich lebhafte Vermehrungsfähigkeit der kleinen Zellen zu Riesen herangewachsen waren.

Hiermit haben wir eine Erklärung gefunden für die häufige Abwesenheit irgend einer Beziehung zwischen der Grösse eines Frosches und der mittleren Grösse der Eier, welche er legt, da natürlich anzunehmen ist, dass die Grösse der einzelnen Zellen eines Frosches und nicht die Grösse ihrer Gesamtmasse die Grösse seiner Eier bestimmen.

Das Vorhandensein einer Variation in der Eigrösse und der resultierende Einfluss auf die Zellgrösse des Frosches würde, wenn keine hemmenden Faktoren vorhanden wären, ein allmähliches Zunehmen oder Abnehmen der Zellgrösse ad infinitum hervorrufen.

Aber wie die Eier eines Geleges in der Grösse variieren, so können wir auch annehmen, dass eine Variation in der Grösse der unmessbaren Spermatozoen eines Individuums vorhanden ist. Die Wahrscheinlichkeit einer Kopulation zwischen einem übergrossen Spermatozoon und einem übergrossen Ei ist äusserst gering. Die Mehrzahl der grössten Eier wird von kleineren Spermatozoen befruchtet werden und umgekehrt. Als unmittel-

bare Folge ergibt sich die Neigung, eine mittlere Grösse unter den resultierenden Zellen beizubehalten[1]).

Natürliche Zuchtwahl kann auch eine Ursache der Erhaltung eines, wenn auch schwankenden, Mittelwertes in der Zellgrösse sein. Zum Beispiel: An meinen Temperatur-Experimenten haben wir gesehen, dass Gelege mit verhältnismässig kleinen Eiern nicht gut fähig sind, extreme Temperaturen zu vertragen.

Eier, die ausserordentlich gross sind, müssen auch gewisse Nachteile besitzen. Vielleicht können sie sich nicht so gut teilen.

In dieser Weise wird eine Mittel-Eigrösse, das Optimum, vorherrschen. Weil nun die Eigrösse einen Einfluss hat auf die Zellgrösse des ausgebildeten Tieres, so wird ein Optimum in der Eigrösse eine ziemlich konstante Zellgrösse verursachen.

4. Selbständigkeit der Zelle.

Wir kommen jetzt zu der Frage von der Selbständigkeit der Zelle in einem Organismus.

Morgan (01) behauptet, dass die Zellen in der Bildung der Organe im Metazoen-Körper als selbständige Einheiten nur eine untergeordnete Rolle spielen. Als Beweise dafür bringt er die Tatsache vor, dass isolierte Blastomeren zu vollständigen aber Zwergformen sich entwickeln können, deren normal grosse Zellen jetzt nicht mehr in Proportion zu der Körpergrösse stehen.

Er behauptet, dass die Untersuchungen von Boveri und Conklin, dass beim Menschen Riesen und Zwerge nicht aus grösseren und kleineren Zellen, sondern aus zahlreicheren und weniger zahlreichen Zellen von derselben Grösse bestehen, uns zu derselben Schlussfolgerung führen. Er will beweisen, dass der Organismus eines Metazoon, so weit es sich um die formativen Prozesse handelt, ein einheitlich wirkendes Protoplasma erfordert und nicht sich darstellt als das gemeinsame Ergebnis der selbständigen Tätigkeit seiner einzelnen Zellen.

Whitman (93) sagt: „The plastic forces had no cellboundaries, but mould the germmass regardless of the way it is cut up into cells."

[1]) Unter verschiedenen Kaulquappen von gleichgrossen Eiern habe ich kleine Verschiedenheiten in der Zellgrösse bemerkt. Diese Verschiedenheiten schreibe ich der Befruchtung dieser Eier durch verschieden grosse Spermatozoen zu.

Der ganze Organismus als eine Einheit wirkt während seiner Entwicklung als ein Regulator seiner Teile.

Ich glaube nicht, dass Whitmans Schlussfolgerungen irgend eine Unterstützung von den oben erwähnten Experimenten erfahren.

Nehmen wir den Fall der Seeigeleier.

Wir wissen, dass die Eiteilung bis zu der Verkleinerung der Zellen auf eine gewisse minimale Grösse fortschreitet. Nach diesem Stadium in der Entwicklung wird weitere Vermehrung der Zellen nur durch vorhergehendes Wachstum der Tochterzellen zur Grösse der Mutterzellen ermöglicht. Eine $^1/_2$, $^1/_4$, oder $^1/_8$ Blastomere ist aus einem Ei von einer bestimmten Grösse entstanden. Ob sie in Berührung mit ihren Genossen bleibt oder isoliert sich entwickelt, in beiden Fällen bringt es ihre Konstitution mit sich, dass schliesslich Zellen einer bestimmten Grösse aus ihr hervorgehen. Die Wechselbeziehungen ihrer Komponenten bleiben in beiden Fällen die gleichen. Die Kernplasmaspannung vermindert sich allmählich während der Teilung. Eine $^1/_2$ Blastomere besitzt die Hälfte der Spannung eines ganzen Eies. Sie wird sich so oft teilen, als jede der zwei zuerst gebildeten Blastomeren eines ganzen Eies.

Die Zellen des resultierenden Zwerg-Halbembryos können nicht noch eine Teilung durchmachen, so dass der Gesamtgrösse proportional kleinere Zellen entstehen, weil die Spannung im ganzen und halben Embryo dieselbe bleibt.

Zelldifferenzierung findet nicht statt durch den Einfluss einiger plastischen Kräfte, die auf den Organismus als ein Ganzes wirken, sondern durch die neuen Beziehungen der Komponenten innerhalb der Zellen zueinander. Diese neuen Verhältnisse treten ein bei einer gewissen Zellgrösse und haben tatsächlich nichts mit der Zellenzahl zu tun. Daher finden wir einen Zwerg Pluteus von einer Halb-Blastomere und einen normalen Pluteus von einem ganzen Ei; aber die Zellgrösse bleibt in beiden dieselbe.

Zu den gleichen Ergebnissen führen schliesslich auch die Regenerationsversuche. Als Beispiel möchte ich hier die von Miss Peebles angestellten Experimente über die Regeneration kleiner Hydrastückchen anführen (Morgan 01).

Miss Peebles fand, dass sehr kleine Stückchen sich zu Hydren mit der normalen Zellgrössen entwickelten, aber, da diese Zellen zunächst teilungsunfähig waren und daher nicht die Fähigkeit besassen, das Zellmaterial zu liefern, welches nötig war, um alle Tentakeln zu regenerieren, wurden nur ein, zwei, drei oder vier Tentakeln gebildet.

Nach Morgan wäre die, auf das ganze Hydrastückchen einwirkende, zur Entwicklung anregende Kraft nicht fähig, die genügende Zahl der Zellen für eine vollständige Hydra zu produzieren. Deshalb wird eine unvollständige Hydra aus den vorhandenen Zellen gebildet.

Proportional kleinere Organe entwickelten sich nicht.

In der Erhaltung der Form und der Zellgrösse sieht Morgan die Andeutung von dem Vorhandensein der auf den Organismus wirkenden plastischen Kräfte.

Vielleicht führt uns folgender Erklärungsversuch eher zu einem Verständnis der Vorgänge.

Die aus sehr kleinen Stückchen regenerierte Hydra bleibt unvollkommen, weil die Fähigkeit der Regeneration begrenzt ist. Die Zellen des sich regenerierenden Stückchens können nicht unbegrenzt wachsen und sich vermehren. Wenn das Stückchen zu klein ist, so sind die vorhandenen Zellen in zu geringer Zahl vorhanden, um die nötige Zahl für eine vollständige Hydra zu erzeugen.

Die Zellen der unvollkommenen Hydra sind von der normalen Grösse, weil sie gemeinsam entstanden sind und dieselbe Kernplasmarelation besitzen, welche in der Zelle der Mutter-Hydra vorhanden war Deshalb richten sie sich in der normalen Weise ein, mit dem Resultat, dass normalgrosse aber weniger Tentakel gebildet werden.

Es sind die Wechselbeziehungen innerhalb des Zellinhalts, welche die konstante Zellgrösse aufrecht erhalten.

Die Zelle, in gesellschaftlicher Verbindung mit der anderen Zelle des Organismus, muss von ihrer Umgebung etwas beeinflusst werden. In einigen Fällen kann sie ihre Individualität ganz verlieren und keine spezifische Funktion besitzen, sondern lediglich ein Teil des Organes, zu welchem sie gehört, sein.

Doch die jeder einzelnen Zelle angeborenen Tendenzen sind stark genug, mit Zähigkeit ihre Eigenschaften fest zu halten, wenn auch die Bedingungen der Entwicklung wechseln.

4a. Einfluss der Kernplasma-Relation auf die Zelldifferenzierung.

Die Entwicklung der Hemiholoblasten beweist, dass die Organdifferenzierung nicht von der Zellzahl bedingt ist.

Die Entwicklung der kleinzelligen Zwergembryonen aus kleinen Eiern und der grosszelligen Riesenembryonen aus grossen Eiern beweist, dass auch eine bestimmte Zellgrösse nicht das Entscheidende ist.

Hat vielleicht die Kernplasma-Relation einen Einfluss auf das Eintreten der Differenzierung?

Die Differenzierung fängt gleichzeitig in Hemi- und Holoblasten an, ohne Rücksicht auf die Zahl der vorhandenen Zellen.

Die Differenzierung beginnt, wenn in beiden Formen die Kern- und Zellgrösse dieselbe ist. Ihr Eintritt fällt also zusammen mit der Herstellung ein und derselben Kernplasma-Relation.

Auch die Zellen der klein- und der grosszelligen Frösche besitzen nahezu dieselbe Kernplasma-Relation. Die Differenzierung musste auch hier bei derselben Kernplasma-Relation stattgefunden haben.

Ein weiterer Beweis für den Einfluss der Kernplasma-Relation auf die Organdifferenzierung wird durch die Experimente über den Einfluss der Temperatur auf die Zellgrösse gebracht. Eine niedere Temperatur verzögert die Differenzierung, weil sie eine Verschiebung der Kernplasma-Relation zugunsten des Kerns verursacht. Eine hohe Temperatur beschleunigt die Differenzierung, weil sie eine Verschiebung der Kernplasma-Relation in der entgegengesetzten Richtung hervorruft.

5. Das Erreichen einer konstanten Zellgrösse bei warmblütigen Tieren.

Unter Protozoen und Kaltblütlern finden wir eine deutliche Variation in der Zellgrösse innerhalb derselben Art. Diese Variation kann durch äussere Bedingungen, z. B. Funktion, Hunger, Wärme, erheblich vergrössert werden.

Die Zellgrösse ist daher, wenigstens unter den niederen Tieren, keine konstante für eine gegebene Spezies.

Bei Protozoen, auf welche äussere Bedingungen viel unmittelbarer wirken, finden wir gleichaltrige Individuen derselben Spezies, welche von sehr verschiedener Grösse sind (Popoff 08).

Bei Metazoen, wo viele Zellen zusammengehäuft sind, ein gemeinsames Leben führen und unter gleichen Einflüssen wachsen, müssen die Zellen sehr konstant in der Grösse werden. Eine Variation könnten wir erwarten in den Zellen von verschiedenen Individuen, welche unter mehr oder weniger verschiedene äussere Einflüsse geraten.

Hier begegnen wir in der Tat bedeutenden Variationen.

Herr Prof. Hofer an der Tierärztlichen Hochschule ist so freundlich gewesen, mir einen Fall zu nennen, welcher in Übereinstimmung mit meinen Experimenten über den Einfluss der Temperatur auf die Zellgrösse steht. Prof. Hofer hat beobachtet, dass Salmo fontinalis, ein Bewohner kalter Gebirgsbäche, deutlich grössere Zellen besitzt als die sehr nahe verwandte Trutta fario, welche im warmen Wasser lebt und welche ihrerseits aus grösseren Zellen besteht wie Trutta iridea, eine Bewohnerin viel wärmerer Bäche.

Je höher in der Reihe der Lebensformen ein Tier steht, desto weniger kann die Umgebung und desto mehr kann Vererbung das Wachstum beeinflussen, und desto wahrscheinlicher werden die Nachkömmlinge Zellen von derselben Grösse, wie diejenige der Eltern, besitzen.

Die Erscheinung, dass für eine Spezies die Zellgrösse konstant ist, kann dadurch erklärt werden, dass alle Tiere derselben Art sich in ähnlicher Weise ernähren und mehr oder weniger unter denselben Bedingungen leben.

Bei Vögeln und Säugetieren begegnen wir der grössten Konstanz in der Zellgrösse.

Einige Forscher haben das Vorhandensein dieser konstanten Zellgrösse festgestellt. Boveri und Conklin haben sie am Menschen, Rabl an verschiedenen Säugetieren beobachtet.

Im Durchschnitt ist die Zellgrösse bei warmblütigen Tieren im Vergleich mit der von Kaltblütlern sehr klein. Mit ihr ist das Vorhandensein einer konstanten Temperatur für alle Tiere derselben Art verknüpft. Für alle warmblütigen Tiere überhaupt schwankt der Grad der Temperatur nur innerhalb sehr enger Grenzen.

So können wir zu der Anschauung gelangen, dass die an Säugetieren beobachtete grosse Konstanz in der Zellgrösse analog ist der Übereinstimmung in der Grösse von Paramaecien, welche in einer konstanten Temperatur kultiviert worden sind.

Eine für die Spezies konstante Zellgrösse ist keine wesentliche Eigenschaft des Organismus. Wo sie vorhanden ist, ist sie durch Bedingungen ausserhalb der Zelle verursacht. Die Zelle variiert in ihrer Grösse je nach den Einflüssen, deren Wirkung sie ausgesetzt wird. Einige von diesen Einflüssen kennen wir, so dass wir in der Lage sind, die Zellgrösse zu verändern.

Die Zellgrösse ist nichts konstantes und kann daher nicht als ein Beweis für die Anatomie der Lebensvorgänge angeführt werden.

Literaturverzeichnis.

Amelung, E. (93): Beziehungen zwischen Volumen der Zellen und den Volumen der Pflanzenorgane. Dissert. Würzburg.

Derselbe (93): Über mittlere Zellgrössen. Flora u. Allg. bot. Zeitung.

Boveri, Th. (04): Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

Derselbe (05): Über die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jen. Zeitschr., Bd. 39, 1902. Auch separat.

Carnoy (84): La biologie cellulaire.

Citron, E.: Beitrag sur Kenntnis von Syncoryne tanii. Arch. f. Naturgesch. 68. Jahrg.

Cohnstein, J. u. Zuntz, N. (84): Untersuchungen über das Blut, den Kreislauf und die Atmung beim Säugetierfötus. Pflügers Arch. d. gesamte Physiologie, Bd. 34.

Conklin, E. G. (02): Kanjokinesis and Cytokinesis in the Maturation, Fertilization, and Cleavage of Crepidula and other Gastrupoda. Journ. of Acad. Nat. Sc., Philadelphia, Vol. 12.

Downerowitch (92): Zur Lehre über die Veränderungen des Rückenmarkes bei vollständigem Hunger. (Russisch.)

Driesch, H.: Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie. Ergeb. d. Anat. u. Entw., Bd. 17.

Derselbe (04): Die Entwicklungsphysiologie von 1902—1905. Ibidem, Bd. 15.

Gerasimoff, J. (02): Über die Abhängigkeit der Grösse der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Phys., Bd. 1.

Hertwig, Oskar (98): Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca und Rana esculenta. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 51. 1898.

Hertwig, R. (02—03): Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. 1. Nov. 02 u. 19. Mai 03.

Derselbe (03): Über Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihrer Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Zentralbl., Bd. 23, Nr. 2.

Derselbe (05): Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. in Breslau.

Derselbe (07): Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. III. Teil. Verh. der deutsch. Zool. Ges.

Derselbe (08): Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch., Bd. 1.

Illing, G. (05): Vergl. hystol. Untersuchungen über das Leben der Haussäugetiere. Anat. Anz., Bd. 26.

Jickeli, C. (02): Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels als Veranlassung für Vermehrung, Wachstum, Differenzierung, Rückbildung, und Tod der Lebewesen im Kampf ums Dasein. Berlin.

Kasanzeff (01): Exper. Untersuchungen über Paramoecium caudalum. Inaug.-Dissert., Zürich.

Levi, G.: Studi sulla grandezza delle cellula. 1. Recerche comparative sulla grandezza delle cellula dei Mammiferi. Arch. di Anat. e di Embriologia, Vol. 5. Firenze.

Lukjanon, S. (97): L'inanition du noyau cellulaire. Rev. scientif., 97.

Morpurgo (89): Sur la nature des atrophies par inanition chez les animaux à sang chaud. Arch. ital. d. Biol., P. XII.

Marcus, Harry (06): Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 22.

Morgan, T. H. (01): Proportionate Development of Partial Embryos. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 13.

Derselbe (95): Studies of Partial Larvae of Sphaerechinus. Ibidem, Bd. 2.

Derselbe (04): Relation bet. normal and abnorm. develop. of the embryo of the frog as determined by some abnorm. forms of development. III, Ibidem, Bd. 18.

Peter. R. (06): Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 20.

Popoff, M.: Experimentelle Entwicklungsstudien. Archiv f. Zellforschung. Bd. 1, Heft 2.

Rabl, C. (97): Über den Bau und die Entw. der Linse I. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 63.

Derselbe: (99) Über den Bau und die Entw. der Linse III. Ibidem, Bd. 67.

Sachs, Jul. (93): Physiologische Notizen. Flora der Allg. Zeitung.

Schultz, Eug. (04): Über Reduktionen, über Hungererscheinungen bei Planaria lactea. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 18.

Derselbe (05): Über Regenerationswesen. Biol. Centralblatt, Bd. 25.

Statkewitch, P. (94): Über Veränderungen des Muskel- und Drüsengewebes, der Herzganglien beim Hungern. Archiv f. experim. Pathol. und Pharmakol., Bd. 23.

Strasburger, E. (93): Histologische Beiträge, Heft II. Über die Wirkungssphäre der Kern- u. d. Zellgrösse, Jena.

zur Strassen (98): Über die Riesenbildung bei Ascariseiern. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7.

Wallengren, H. (02): Inanitionserscheinungen der Zelle. Untersuchungen an Protozoen. Zeitschr. f. allg. Phys., Bd. 1.

Zoja (94): Sullo svilluppo dei blastomeri e isolati dalle novo di alcune Meduse. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 1.

Lebenslauf.

Ich, Robert Chambers, ein britischer Untertan, wurde im Erzerum in der Türkei am 23. Oktober 1880 geboren. Nachdem meine Eltern im Jahre 1887 nach Amerika zurückgekehrt waren, besuchte ich die Schule in Woodstork (Canada) und in New-York. Wieder nach der Türkei zurückgekehrt, besuchte ich vier Jahre in Konstantinopel das Robert College, von dem ich im Frühling des Jahres 1900 den Grad B. A. erhielt. In den beiden folgenden Jahren nahm ich einen speziell naturwissenschaftlichen Kurs an der Queens University in Canada, wo ich im Frühling des Jahres 1902 den Grad M. A. erhielt. Vom Herbst 1902 bis 1906 war ich Lehrer der Naturwissenschaften und Mathematik an Bithynia High School in Bardizag in der Türkei. Während der beiden letzten Jahre studierte ich in Deutschland Zoologie.